E & A

Band 43 / Heft 1 August 1958

COMMONWEALTH INST. OF ENTOMOLOGY LIBRARY
1 SEP 1958
Ev. 270

ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

ZUGLEICH ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

BEGRÜNDET VON K. ESCHERICH

HERAUSGEGEBEN VON
W. ZWÖLFER
Dr. rer. nat., o. ö. Professor für angewandte Zoologie
an der Universität München

Mit 23 Abbildungen

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN
HAMBURG 1 · SPITALERSTRASSE 12

Inhalt

ORIGINALAUFSÄTZE

Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden *(Homoptera, Aphidoidea)*. Von HELMUT ZWÖLFER, München 1

Zur Ökologie schädlicher Erdraupen der Gattung *Euxoa* Hb. 1821 (NOCTUID., Lep.). Von K.-G. ADLUNG, Budenheim/Rh. 53

Der gegenwärtige Stand der Dasselfliegenforschung. Von R. KÜHL, Hameln .. 77

Eignen sich Kartierung und Serienphotographie von Tannenläusen für Massenwechselstudien? Von J. FRANZ u. H. KARAFIAT 100

PERSONALIEN

Dr. Walter Speyer 113

Schriftleitung: Alle Einsendungen sind mit dem ausdrücklichen Vermerk „Für Zeitschrift für angewandte Entomologie" ausschließlich an Prof. Dr. W. Zwölfer, München 13, Amalienstr. 52, Gartengeb., zu richten.

Manuskripte: Die Zeitschrift veröffentlicht Originalabhandlungen, kleine Mitteilungen und Buchbesprechungen. Die Beiträge sind so kurz und präzise wie möglich zu halten. Tabellen und Abbildungen wird gebeten, auf das Notwendigste zu beschränken. Jeder Abhandlung ist am Schluß eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in deutscher und, wenn möglich, englischer Sprache anzufügen. Die Titel zitierter Zeitschriften sind nach den internationalen Regeln zu kürzen. Für Manuskripte, die einen Umfang von 50 Seiten übersteigen, bittet der Herausgeber, vor Absendung mit ihm Fühlung aufzunehmen.
Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu schreiben und Sperrungen möglichst zu vermeiden. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen, die bereits erfolgten Veröffentlichungen entnommen werden sollen, ist eine genaue Quellenangabe erforderlich.
Mit der Übersendung des Manuskriptes räumt der Verfasser dem Verlag Paul Parey für die Dauer des urheberrechtlichen Schutzes das Recht ein, die photomechanische Vervielfältigung seines Aufsatzes durch gewerbliche Unternehmen zum innerbetrieblichen Gebrauch zu genehmigen.

Honorierung: Das Mitarbeiterhonorar beträgt DM 40,— je Druckbogen von 16 Seiten. Mehr als drei Druckbogen je Beitrag werden nicht honoriert. Der von Abbildungen und Tabellen eingenommene Raum sowie Doktor-Dissertationen und Buchbesprechungen sind honorarfrei.

Sonderdrucke: Die Verfasser von Originalarbeiten erhalten von ihrem Beitrag nach Druckbeendigung auf Wunsch unberechnet 30 Sonderdrucke, die Verfasser von Doktor-Arbeiten 50 Sonderdrucke. Mehrbedarf kann gegen Berechnung angefertigt werden, jedoch nur, wenn die Bestellung unmittelbar mit der Rücksendung der Fahnenkorrektur, spätestens der 1. Umbruchkorrektur, bei der Schriftleitung aufgegeben worden ist.

Vorbehalt aller Rechte, insbesondere auch der photomechanischen Vervielfältigung: Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks und der photomechanischen Wiedergabe von Teilen der Zeitschrift oder im ganzen sind vorbehalten. Jedoch wird die Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen für den innerbetrieblichen Gebrauch in gewerblichen Unternehmen durch diese selbst oder durch Dritte bis zu 3 Exemplaren gestattet, wenn die Vervielfältigung einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger enthält und je angefangene Druckseite bzw. je Photokopierblatt eine Gebühr von DM 0,30 durch Aufkleben einer Wertmarke der Inkassostelle für Photokopiegebühren beim Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V., Frankfurt/Main, Gr. Hirschgraben 17/19, entrichtet wird.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge im Umfang von ungefähr 7 Druckbogen je Heft. Jährlich erscheinen etwa 6 bis 8 Hefte, von denen 4 jeweils einen Band bilden Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes und verlängert sich jeweils stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Die Hefte werden einzeln berechnet. Der Preis beträgt je Druckbogen etwa DM 4,—. Der Preis der Hefte außerhalb des Abonnements ist jeweils um 10 % teurer.
Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstr. 12, bestellt werden.

© Paul Parey, Hamburg u. Berlin 1958 · Printed in Germany by Westholst. Verlagsanst. Boyens & Co., Heide/Holstein

Z. ang. Ent. Bd. 43 (1958) H. 1, S. 1–114

Abonnementspreis dieses Heftes DM 29,50 Einzelpreis DM 32,45

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden *(Homoptera, Aphidoidea)* *(Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini* und *Fordinae)*

Teil IV *(Ökologische und systematische Erörterungen)*

Von Helmut Zwölfer, München*

Inhalt: IV. Vergleichend ökologisch-biologische Betrachtung der behandelten Gruppen: Wirtskreis und Wirtsbindung. – Einfluß von Klima und Bodenbeschaffenheit. – Parasiten und Räuber. – Beziehungen zu Ameisen. – Wirtschaftliche Bedeutung. – V. Systematische und phylogenetische Erörterungen: Zur Methodik der Artabgrenzung. – Zur Frage der „virginogenen Formentrennung". – Artbildung durch ernährungsphysiologische und ökologische Spezialisierung. – Die biologische Gruppe der „Wurzelläuse" als Ergebnis konvergenter Stammesentwicklung. – VI. Zusammenfassung. – Literaturverzeichnis.

IV. Vergleichend ökologisch-biologische Betrachtung der behandelten Gruppen

Um eine Auswertung der im systematischen Teil angeführten biologischen und ökologischen Beobachtungen (Wirtskreis, Wirtsbindung, Generationsverhältnisse, Beziehungen zu Ameisen, besiedelte Biotope usw.) zu ermöglichen, werden im folgenden die Untersuchungsergebnisse nach verschiedenen Gesichtspunkten hin zusammengefaßt.

A. Wirtskreis und Wirtsbindung

Unter den zahlreichen ökologisch-biologischen Faktoren, die auf die Aphiden einwirken, besitzt die Wirtspflanze zweifellos die größte Bedeutung. Das Verhältnis zum Wirt bestimmt nicht nur über Vorkommen und Verbreitung, es kann auch den Massenwechsel, den Zyklus, die Generationsverhältnisse und die morphologische Ausbildung (vgl. Teil I, p. 208) beeinflussen. Die Beziehung zum Wirt darf als wichtigste der – kausalanalytisch faßbaren – phylogenetischen Triebkräfte angesehen werden (Mordvilko 1928 b, Hille Ris Lambers 1950 a, Boerner 1952).

1. Die Bindung an den Hauptwirt

Kennzeichnend für die behandelten Aphidenarten ist der Umstand, daß die jeweiligen Triben oder Unterfamilien, soweit sie in ihrem Holozyklus be-

* Jetzt: European Laboratory of the Commonwealth Institute of Biological Control, Delémont, Schweiz.

kannt sind, an gemeinsamen Hauptwirten bzw. Hauptwirtsgruppen leben. Im europäischen und westasiatischen Raum besiedeln die Anoeciinen *Cornus*-Arten *(C. sanguinea,* selten *alba),* die *Tetraneurini Ulmus*-Arten *(U. laevis, scabra, campestris),* die *Pemphigini Populus*-Arten *(P. nigra, italica)* und die Fordinen *Pistacia*-Arten *(P. terebinthus, lentiscus, mutica, vera, khinjuk)* als Primärwirt.

Allerdings gilt diese Feststellung nicht mehr durchgehend, wenn man die amerikanischen und ostasiatischen Vertreter in die Betrachtung miteinbezieht. Es lassen sich hier folgende Arten (zusammengestellt nach MORDVILKO [1935], MATSUMURA [1917] und BOERNER & HEINZE [1957]) nicht in das oben gegebene Schema einordnen: *Anoeciinae: Anoecia karatanei* Sasaki (Japan), besiedelt als Hauptwirt *Magnolia,* Zuordnung zur Gattung *Anoecia* erscheint nach BOERNER & HEINZE (1957) fraglich. *Tetraneurini: Tetraneura moriokaensis* Monzen (Japan), Hauptwirt *Zelkova; Colophina clematicola* Tak. (Korea), Hauptwirt *Abelicea* und *Zelkova. Fordinae: Melaphis rhois* Fitch (Nordamerika), Hauptwirt *Rhus; Nurudea ibofushi* Mats., *N. rosea* Mats., *N. shiraii* Mats. und *N. yanoniella* Mats. (alle Arten ostasiatisch), Hauptwirt *Rhus; Schlechtendalia chinensis* Bell., *Sch. mimifushi* Mats. (beide Arten ostasiatisch), Hauptwirt *Rhus.* Es muß aber berücksichtigt werden, daß die angeführten Tribus und Unterfamilien an Hand von mitteleuropäischen Arten aufgestellt worden sind (BOERNER 1952). Die nachträgliche Zuordnung der nicht-europäischen, oft in ihrer Biologie nur mangelhaft bekannten und nach anderen morphologischen Richtlinien hin untersuchten Arten bedarf in den meisten Fällen einer Überprüfung, die naturgemäß im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt werden konnte. Weiterhin ist zu betonen, daß ein Großteil der nearktischen und ostasiatischen Tetraneurinen, Fordinen und Pemphiginen ebenfalls *Ulmus-, Pistacia-* und *Populus*-Arten als Hauptwirt besitzt.

Da die *Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini* und – mit einem gewissen Vorbehalt – auch die *Fordinae* infolge ihrer weitgehenden morphologischen Übereinstimmung als monophyletische Einheiten betrachtet werden müssen, darf angenommen werden, daß ihre stammesgeschichtliche Entfaltung sich weitgehend an den Vorfahren der heute besiedelten Hauptwirtgruppen abgespielt hat (MORDVILKO 1928). Dabei konnten mit Hilfe der verschiedenen vikarierenden Arten der Hauptwirtgruppen ein weites geographisches Areal besiedelt werden. Beispiele hierfür sind die nordamerikanischen Arten *Tetraneura graminis* Monell und *Colopha ulmicola* Fitch an *Ulmus americana, Kaltenbachiella ulmifusus* Walsh. an *Ulmus fulva, Thecabius populiconduplifolius* Cowen an *Populus trichocarpa, deltoides, monilifera* und *balsamifera, Th. populimonilis* Ril. an *Populus angustifolia* und *P. balsamifera, Th. gravicornis* Patch an *Populus balsamifera, Pemphigus populitransversus* Ril. an *Populus balsamifera* und zahlreiche weitere amerikanischen *Pemphigus*-Arten; ferner die mittel- und ostasiatischen Arten *Tetraneura radicicola* Strand (als Wirt wird *Ulmus parvifolia* vermutet), *Kaltenbachiella japonica* Mats. an *Ulmus propinqua, Baizongia, aedificator* Buckt. und *Geoica lucifuga* Zehnt. (als Hauptwirt wird in beiden Fällen *Pistacia chinensis* vermutet). Angaben nach MORDVILKO 1935, BOERNER & HEINZE 1957 usw.

HILLE RIS LAMBERS (1950a) weist darauf hin, daß spezialisierte Gallbildungen, die bei den Aphiden nur an den primären Wirten hervorgerufen werden, eine langwährende Bindung an die betreffenden Wirtsarten anzeigen. Solche hochdifferenzierten Blatt- und Blattstielgallen finden sich an den Hauptwirten der untersuchten Arten in außerordentlich vielfältiger Ausbildung (beutelförmige und kammförmige Blattgallen der *Tetraneurini* an *Ulmus,* taschenförmige Blattgallen, spiralig gewundene und kugelförmige Blattstielgallen der *Pemphigini* an Populus, blasenförmige, bohnenförmige und hornartig gestaltete Blattgallen der *Fordinae* an *Pista-*

cia). Da jede Gallbildung das Ergebnis eines verwickelten Wechselspiels zwischen dem Gallenbildner und der gallenbildenden Pflanze ist, dessen Zustandekommen weitgehende gegenseitige Anpassungen erfordert (ZWEIGELT 1929), dürfen gerade die eigenartig und verwickelt gestalteten Gallen der *Tetraneurini, Pemphigini* und *Fordinae* als Hinweis auf ein lang-andauerndes Zusammenleben dieser Gruppen mit ihren Hauptwirten angesehen werden.

Wenn man mit BOERNER (1952) die – allerdings nicht unwidersprochen gebliebene – Ansicht vertritt, daß die allgemeine stammesgeschichtliche Tendenz bei den Blattläusen auf eine Einengung des ursprünglich weiten Wirtskreises hinzielt (Regel der „harmonischen Lebensraumbeschränkung" BOERNER 1939), so kann schließlich noch die im Vergleich zu den Nebenwirtsgenerationen außerordentlich enge Wirtsbindung der Hauptwirtsgenerationen (Monophagie 2. und 1. Grades) als Argument für die Ursprünglichkeit der Beziehung zwischen den genannten Blattlausgruppen und ihren Hauptwirten genommen werden.

2. Die Nebenwirte

Bevor hier die Verhältnisse bei den untersuchten Gruppen erörtert werden, soll zunächst eine kurze Übersicht über die auf den einzelnen Nebenwirten angetroffenen *Anoeciinae, Tetraneurini, Fordinae* und die in der Arbeit berücksichtigten *Pemphigini* gegeben werden.

Die Wirtspflanzen sind im folgenden Verzeichnis in systematischer Reihenfolge angeordnet worden (nach OBERDORFER, 1949). Bei Wirtsangaben, die nicht auf eigener Beobachtung beruhen, sondern dem Katalogwerk BOERNERS (BOERNER 1952) entnommen wurden, sind die Namen der betreffenden Aphidenarten in Klammern gesetzt. Bei Wirtsbefall, der selbst beobachtet wurde, bedeutet der Zusatz x zum Artnamen = nur vereinzelte Funde (1–3 Populationen), xx = mehrere Funde (3–10 Populationen), xxx = zahlreiche Funde (mehr als 10 Populationen).

Nebenwirtsverzeichnis der untersuchten Aphidenarten (Freilandfunde)

Gramineae

Bromus mollis L.: *Anoecia haupti* x, *Anoecia furcata* x, *Tetraneura ulmi* x, *Aploneura lentisci* x.

Bromus ramosus Huds.: *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.

Bromus erectus Huds.: *Anoecia nemoralis* x, *Anoecia furcata* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x, *Forda dactylidis* x.

Bromus inermis Leyss.: *Anoecia haupti* x.

Bromus sterilis L.: *Geoica utricularia* x.

Festuca gigantea Vill.: *(Tetraneura ulmi), Tetraneura longisetosa* xx, *(Geoica setulosa).*

Festuca arundinacea Schreb.: *Forda skorkini* x.

Festuca pratensis Huds.: *Tetraneura ulmi* xx, *Geoica utricularia* x, *Forda marginata* x.

Festuca rubra L.: *Neanoecia zirnitzi* xx, *Anoecia nemoralis* x, *Tetraneura ulmi* x, *Geoica utricularia* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* xx, *Smynthurodes betae* x.

Festuca ovina L.: *Neanoecia zirnitzi* x, *Anoecia nemoralis* x, *Tetraneura ulmi* xx, *Tetraneura longisetosa* x, *Baizongia pistaciae* x, *Geoica utricularia* xx, *Geoica setulosa* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* xx.

Festuca glauca Lam.: *Tetraneura ulmi* x, *Forda formicaria* x.

Brachypodium pinnatum L.: *Anoecia corni* x, *(Anoecia maior), Tetraneura ulmi* x, *Tetraneura longisetosa* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda skorkini* x.

Brachypodium silvaticum Huds.: *Neanoecia zirnitzi* x, *Anoecia corni* x, *Tetraneura longisetosa* xx. *Forda skorkini* x.

Poa annua L.: *Anoecia corni* x, *(Anoecia haupti)*, *Anoecia nemoralis* x, *Tetraneura ulmi* xxx, *Aploneura lentisci* x, *Geoica utricularia* x, *Forda marginata* x.
Poa nemoralis L.: *Anoecia nemoralis* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
Poa Chaixii Vill.: *Anoecia nemoralis* x.
Poa trivialis L.: *Anoecia nemoralis* x, *Tetraneura ulmi* x.
Poa pratensis L.: *Anoecia nemoralis* xxx, *Tetraneura ulmi* xx, *Aploneura lentisci* x, *Baizongia pistaciae* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda skorkini* x, *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* xxx.
Poa compressa L.: *(Forda marginata)*.
Briza media L.: *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
Dactylis glomerata L.: *Anoecia corni* xxx, *Tetraneura ulmi* xx, *(Aploneura lentisci)*, *Baizongia pistaciae* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* x, *Forda dactylidis* xxx, *Forda skorkini* x.
Cynosurus cristatus L.: *Anoecia corni* x, ? *Anoecia disculigera* x, *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x.
Sesleria coerulea L.: *Anoecia corni* x, *Tetraneura ulmi* xx, *Paracletus cimiciformis* x.
Lolium multiflorum Lam.: *Neanoecia zirnitzi* x, *Tetraneura ulmi* x.
Lolium perenne L.: *Tetraneura ulmi* xxx, *Geoica utricularia* x, *Paracletus crimiciformis* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
Molinia coerulea L.: *Forda formicaria* x.
Agropyrum sp.: *(Paracletus cimiciformis)*.
Agropyrum repens L.: *Anoecia nemoralis* x, *Anoecia vagans* xxx, *Tetraneura ulmi* xxx, ? *Pemphiginus populi* x, *(Aploneura lentisci)*, *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* x.
Agropyrum caninum L.: *(Anoecia krizusi)*.
Secale cereale L.: *(Tetraneura ulmi)*, *(Anoecia vagans)*.
Triticum dicoccum Schr.: (? *Forda skorkini)*.
Triticum aestivum L.: *Anoecia vagans* xx, *Tetraneura ulmi* x, *(Aploneura lentisci)*, *(Paracletus cimiciformis)*, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
Hordeum vulgare L. und *H. distichum* L.: *Anoecia vagans* xx, *Tetraneura ulmi* x, *(Paracletus cimiciformis)*, *(Geoica utricularia)*, *(Forda skorkini)*.
Hordeum murinum L.: *Anoecia vagans* xx, *Tetraneura ulmi* x, *Aploneura lentisci* x.
Elymus europaeus L.: *Forda formicaria* x.
Eragrostis minor Host.: *(Anoecia haupti)*, *(Anoecia vagans)*, *(Tetraneura ulmi)*.
Nardus stricta L.: *Tetraneura ulmi* xxx, *Geoica utricularia* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* x.
Deschampsia caespitosa L.: *Anoecia nemoralis* x, *(Anoecia furcata)*, *(Tetraneura ulmi)*, *Tetraneura longisetosa* xx, *Geoica utricularia* x, *Forda formicaria* x.
Deschampsia flexuosa L.: *(Anoecia furcata)*, *Tetraneura longisetosa* x, *Forda marginata* x.
Holcus lanatus L.: *Anoecia corni* xx, *Tetraneura ulmi* xx, *Geoica utricularia* x, *Geoica setulosa* x, *Forda formicaria* x.
Holcus mollis L.: *Anoecia corni* x, *Tetraneura ulmi* xx.
Arrhenatherum elatius L.: *Anoecia nemoralis* xx, *Anoecia vagans* x, *Tetraneura ulmi* xx, *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x, *Geoica utricularia* x, *Forda formicaria* xx.
Trisetum flavescens L.: *Tetraneura ulmi* x, *Forda formicaria* x.
Avena sativa L.: *Tetraneura ulmi* xx, *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x, *(Anoecia vagans)*.
Corynephorus canescens L.: *Tetraneura ulmi* xx, *Baizongia pistaciae* xx, *Geoica utricularia* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* xx.
Sieglingia decumbens L.: *Anoecia nemoralis* x, *Forda formicaria* x.
Koeleria pyramidata Lam.: *Forda formicaria* x.
Koeleria gracilis Pers.: *Paracletus cimiciformis* x, *Forda marginata* x.
Agrostis alba L.: *Anoecia corni* xxx, *Geoica setulosa* x.
Agrostis tenuis Sibth.: *Neanoecia zirnitzi* xx, *Anoecia corni* xxx, *Anoecia disculigera* x, *Tetraneura ulmi* x, *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x, *(Aploneura lentisci)*, *Baizongia pistacia* xx, *Geoica utricularia* xx, *Geoica setulosa* xx, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* x.
Apera spica-venti L.: *Tetraneura ulmi* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
Calamagrostis sp.: *Tetraneura ulmi* x, *Geoica utricularia* x.
Calamagrostis canescens Web.: *Forda formicaria* x.
Calamagrostis epigeios L.: *Anoecia corni* xx.
Calamagrostis arundinacea L.: *Forda marginata* x.

Phleum pratense L.: *Anoecia nemoralis* xx, *Tetraneura ulmi* x, *Geoica utricularia* x, *Forda formicaria* x.
Alopecurus myosuroides Huds.: *Anoecia* sp. x, *Tetraneura ulmi* x.
Alopecurus pratensis L.: *Tetraneura ulmi* x, *Geoica utricularia* x, *Geoica setulosa* xx.
Alopecurus geniculatus L.: *Anoecia nemoralis* x, *(Forda marginata).*
Milium effusum L.: *Forda formicaria* x.
Anthoxanthum odoratum L.: *(Aploneura lentisci).*
Phalaris arundinacea L.: *Anoecia maior* xx.
Panicum sp.: *(Tetraneura ulmi), (Geoica utricularia).*
Setaria sp.: *(Geoica utricularia), (Forda marginata).*
Setaria viridis L.: *Tetraneura ulmi* xx.
Andropogon Ischaemum L.: *(Tetraneura ulmi).*
Zea Mays L.: *Tetraneura ulmi* x.

Cyperaceae
Cyperus sp.: (? *Forda formicaria).*
Eriophorum sp.: *(Paranoecia pskovica).*
Carex sp.: *Paranoecia pskovica* xxx, *Colopha compressa* xx, *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x, *Forda formicaria* x.
Carex rostrata Stok.: *(Forda formicaria).*
Carex ferruginea: Forda formicaria x.
Carex curvula: Pemphigus bursarius-Formengruppe x.

Juncaceae
Luzula silvatica Huds.: *Forda formicaria* x.

Iridaceae
Gladiolus sp.: *(Smynthurodes betae).*

Chenopodiaceae
Beta vulgaris L.: *(Smynthurodes betae).*
Chenopodium sp.: *(Smynthurodes betae).*

Amaranthaceae
Amaranthus sp.: *(Smynthurodes betae).*

Caryophyllaceae
Cerastium arvense L.: *Smynthurodes betae* x.

Ranunculaceae
Ranunculus flammula L.: *(Thecabius affinis).*
Ranunculus sceleratus L.: *(Thecabius affinis).*
Ranunculus bulbosus L.: *Thecabius affinis* xx.
Ranunculus repens L.: *(Thecabius affinis).*
Ranunculus acer L.: *Thecabius affinis* xx.

Cruciferae
Brassica sp.: *(Smynthurodes betae).*
Capsella bursa-pastoris L.: *(Smynthurodes betae).*

Crassulaceae
Sedum sp.: *Tetraneura ulmi* x.
Sedum spurium M. Bieb.: *Tetraneura ulmi* x, *Smynthurodes betae* x.

Rosaceae
Potentilla reptans L.: ? *Pemphiginus populi* x.
Potentilla anserina L.: ? *Pemphiginus populi* x.
Fragaria sp.: *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x.

Leguminosae
Medicago sativa L.: *Pemphigus* sp. x.
Trifolium pratense L.: ? *Pemphiginus populi* x.
Vicia sp.: *Smynthurodes betae* x.
Phaseolus vulgaris L.: *(Smynthurodes betae).*

Vitaceae
Vitis sp.: *(Smynthurodes betae).*

Umbelliferae
Aethusa cynapium L.: *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x.
Ligusticum mutellina L.: *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x.

Primulaceae
Lysimachia nummularia L.: Parathecabius lysimachiae xx.
Lysimachia vulgaris L.: Parathecabius stammeri x.

Boraginaceae
Heliotropum europaeum L.: (Smynthurodes betae).

Labiatea
Origanum vulgare L.: *Kaltenbachiella pallida* xx.
Thymus serpyllum L.: *Kaltenbachiella pallida* x.
Mentha arvensis L.: *Kaltenbachiella pallida* xx.
Mentha aquatica L.: *Kaltenbachiella pallida* x.
Mentha piperita L.: *Kaltenbachiella pallida* x.
Mentha longifolia L.: *Kaltenbachiella pallida* x.

Solanaceae
Solanum sp.: *(Smynthurodes betae).*

Scrophulariaceae
Veronica chamaedrys L.: *Baizongia pistaciae* x.

Compositae
Solidago canadensis L.: *Smynthurodes betae* x.
Artemisia vulgaris L.: *Smynthurodes betae* x.
Lampsana communis L.: *Pemphigus bursarius* xxx.
Scorzonera sp.: *(Smynthurodes betae), (? Paracletus cimiciformis).*
Taraxacum sp.: *(Smynthurodes betae), (? Paracletus cimiciformis).*
Taraxacum officinale Web.: *Pemphigus bursarius* xx.
Lactuca sativa L.: *Pemphigus bursarius* xxx.
Sonchus oleraceus L.: *Pemphigus bursarius* xxx.
Sonchus asper L.: *Pemphigus bursarius* x.
Crepis sp.: *Pemphigus bursarius* xxx.

In dem hier gegebenen Verzeichnis konnten auf Grund der eigenen Untersuchungsergebnisse insgesamt 146 neue Wirtsnachweise gebracht werden. Damit erhöht sich die Zahl der in Boerners Katalogwerk (Boerner 1952) für die *Anoeciinae, Tetraneurini, Fordinae* und *Pemphigini* (soweit sie in den eigenen Untersuchungen berücksichtigt wurden) angeführten Wirtspflanzen um mehr als das Doppelte.

3. Wirtsbefall und Wirtsbindung bei den Nebenwirtsgenerationen

Im Gegensatz zu der einheitlichen Monophagie der Hauptwirtsgenerationen steht die stark wechselnde Wirtsbindung der Exules. Gemeinsam ist hier nur die weitgehende unterirdische Lebensweise. Die Tatsache, daß ganz verschiedenartige Teile des Wirts (Haupt- und Nebenwurzeln, Ausläufer, Stengelgrund und Blattbasis, im Zuchtversuch vielfach auch oberirdische Blatt- und Stengelteile) besiedelt werden können, zeigt, daß diese subterrane Lebensweise nicht so sehr die Folge einer ernährungsphysiologischen Spezialisierung auf bestimmte Organe der Wirtspflanze ist, sondern mehr eine ökologische Anpassung an das Leben im Bodenbereich darstellt.

Zwischen den wohlbekannten, rein oberirdisch lebenden Aphiden („Blattläuse") und den obligatorisch unterirdisch lebenden Arten („Wurzelläuse") vermitteln Formen, die sich am gleichen Wirt zeitweilig oberirdisch und zeitweilig unterirdisch aufhalten. Hierher gehören die im Untersuchungsgebiet angetroffenen Populationen von *Thecabius affinis* und *Parathecabius stammeri*, bei denen die Exules sommersüber oberirdisch an Ausläufern oder im unteren Stengelbereich leben, im Spätherbst aber zu den unterirdischen Stengelpartien und zu Teilen des Wurzelsystems abwandern. Schöne Beispiele

für solch einen Wechsel zwischen oberirdischem und unterirdischem Befall an der gleichen Wirtspflanze stellte WELLENSTEIN (1930) bei verschiedenen Lachniden fest. Allerdings werden hier, im Gegensatz zu den erwähnten beiden Pemphiginen die unterirdischen Pflanzenteile während des Sommers aufgesucht. Entsprechende eigene Beobachtungen liegen auch für eine große Zahl von hemisubterranen Aphidinen (*Aphis, Pergandeida, Cerosipha, Toxopterina, Brachycaudus* etc.) vor.

Um einen Überblick über die mannigfachen Wirtsbindungsgrade der Exules zu bieten, werden im folgenden die untersuchten Arten in ein von HERING (1950) übernommenes und teilweise abgeändertes Wirtsbindungssystem eingestuft:

Polyphag (an über 13 Familien der Dicotylen und Monocotylen) ist *Smynthurodes betae*. Das auf S. 5/6 gegebene Nebenwirtsverzeichnis vermag diese Polyphagie nur teilweise zu veranschaulichen, da in die betreffende Liste neben den eigenen Funden nur die von BOERNER (1952) angeführten Beispiele aufgenommen wurden. Unter Heranziehung zusätzlicher Literaturangaben hätte die Wirtsliste von *Smynthurodes betae* noch beträchtlich erweitert werden können.

Pleophag (an mehreren verwandten Wirtsfamilien) sind *Forda formicaria* und zumindest eine der *Pemphigus bursarius*-ähnlichen Formen (Teil II, S. 574).

Oligophag (an mehreren Gattungen derselben Familie) sind *Neanoecia zirnitzi, Anoecia corni, Anoecia ? disculigera, Anoecia haupti, Anoecia nemoralis, Anoecia vagans, Colopha compressa, Kaltenbachiella pallida, Tetraneura ulmi, Tetraneura longisetosa, Pemphigus bursarius, Aploneura lentisci, Baizongia pistaciae, Geoica utricularia, Geoica setulosa, Paracletus cimiciformis, Forda marginata* und *Forda skorkini*. Bei *Tetraneura ulmi, Pemphigus bursarius* und *Baizongia pistaciae* wurde vereinzelt eine Besiedelung von Vertretern anderer, nicht näher verwandter Wirtsfamilien festgestellt (disjunktive Oligophagie). Unter den in ihrer Gesamtheit oligophagen Arten *Anoecia corni, Anoecia nemoralis* und *Forda marginata* sind einzelne Populationen auf bestimmte Wirte des jeweiligen Wirtskreises beschränkt (? beginnende Wirtsrassenbildung). Bei *Tetraneura ulmi, Anoecia vagans, Geoica utricularia* und – vielleicht mit Ausnahme der alpinen Populationen – auch *Forda formicaria* konnte im Gegensatz zu den vorher aufgezählten Arten keine Spezialisation auf bestimmte Wirte des Gesamt-Wirtskreises festgestellt werden.

Monophag im 2. Grad (an mehreren Arten einer Gattung) sind auf Grund der bisher vorliegenden Beobachtungen *Paranoecia pskovica* (im Untersuchungsgebiet nur an der Wirtsgattung *Carex*, in der Literatur wird ferner noch *Eriophorum* genannt) und *Thecabius affinis*.

Als Monophagie 1. Grades (nur an einer Wirtsart) darf bis jetzt die Wirtsbildung bei *Anoecia maior* (in der Literatur wird ein weiterer Wirt erwähnt), *Parathecabius lysimachiae, Parathecabius stammeri* und *Forda dactylidis* (ein vereinzelter Fund von einer zweiten Wirtsart) angesehen werden. Diese in drei verschiedenen Unterfamilien bei einzelnen Formen beobachtete Monophagie 1. Grades wird als Folge einer stufenweisen Einengung des Wirtskreises betrachtet (vgl. S. 37).

B. Einfluß von Klima und Bodenbeschaffenheit

Die die Verbreitung einzelner Arten bestimmende Wirkung großklimatischer Faktoren läßt sich bis zu einem gewissen Grad aus den besiedelten Höhenstufen ablesen (Tab. 10). Den Einfluß kleinklimatischer und edaphischer Faktoren deuten die besiedelten Biotope an (Tab. 11). Ein Faunenvergleich der untersuchten Böden liefert schließlich einen weiteren Einblick in die Rolle der Bodenbeschaffenheit (S. 11).

1. Die besiedelten Höhenstufen
(Einfluß des Großklimas)

In Tab. 10 wurden die Höhenstufen, in denen die einzelnen Arten nachgewiesen werden konnten, zusammengestellt. Dabei ist zu berücksichtigen, daß das eigentliche Beobachtungsgebiet nur die beiden unteren Stufen umfaßt. Sicherlich vermag ein Teil der bisher nur hier gesammelten Arten auch in größerer Höhenlage zu leben. Deshalb vermag die Tabelle kein genau zutreffendes Bild der vertikalen Verbreitung der behandelten Arten zu bieten. Dennoch dürfte sie eine Vorstellung von der Häufigkeit des Vorkommens in den einzelnen Höhen vermitteln.

Es kann angenommen werden, daß im mitteleuropäischen Raum der Verbreitungsschwerpunkt der behandelten Arten in den beiden unteren Stufen liegt. In der klimatisch wesentlich rauheren Stufe der oberbayrischen Hochebene wurde trotz sorgfältiger Nachsuche nur noch die Hälfte der Arten gefunden. Aus der Mittelgebirgsstufe konnte nur noch der vierte Teil der im Tiefland beobachteten Artenzahl nachgewiesen werden.

Forda formicaria, Tetraneura ulmi und *Pemphigus bursarius*-ähnliche Populationen leben auch im alpinen Bereich (alpine Mattenregion, Krummseggenrasen, alpine Zwergstrauchheide). Während die alpinen Populationen von *Forda formicaria* und *Tetraneura ulmi* in biologischer Hinsicht (Wirtspflanzen, Beziehungen zu Ameisen) von den übrigen Vertretern der Art zwar etwas abweichen, morphologisch aber völlig mit ihnen übereinstimmen, können in den alpinen Pemphigus-Populationen lokale Sonderformen vermutet werden (Teil II, S. 573, 574)[1].

Janetschek (1955) konnte in den Hochalpen der Dauphiné zwischen 3360 und 3400 m Meereshöhe an *Carex*-Wurzeln eine *Aploneura*-Art sammeln, deren alpines Vorkommen in Tab. 10 miteingetragen worden ist. Die 2 apteren Exules wurden von Boerner (1952) als neue Art *Aploneura werthi* beschrieben. Nach der von Boerner (1952, S. 476) gegebenen Kurzdiagnose zu schließen, stehen die Tiere der *Aploneura lentisci* zumindest sehr nahe. Eine Überprüfung der systematischen Stellung dieser alpinen *Aploneura*-Populationen an Hand weiteren Materials wäre erwünscht.

Die Tab. 10 zeigt eine verhältnismäßig große ökologische Valenz bei den *Fordinae* und *Tetraneurini*, eine geringere bei den *Anoeciinae* und eine sehr geringe bei den *Pemphigini* (hier wohl weitgehend wirtsbedingt). Ein gewisses Interesse besitzt dieser Befund im Hinblick auf die von Mordvilko (1935 usw.) aufgestellte Reliktheorie (Teil III, p. 130).

[1] Bisher nur aus dem hochalpinen Bereich bekannt sind die hier nicht berücksichtigten *Pemphigini Parathecabius saliciradicis* Boerner und *P. cerastii* Boerner. Beide Arten sind bisher nur einmal gefunden worden (Boerner 1952).

Tabelle 10

Nachweise der einzelnen Arten aus den verschiedenen Höhenstufen

Höhenstufen, aus denen eigene Funde vorliegen	Süddeutsch. Tiefland (fränk. Becken, Maingebiet, O.Rhein)	Stufe des fränkischen Jura	Stufe der oberbayr. Hochebene (Alpenvorland)	Mittelgebirgsstufe (südl. Schwarzwald)	Alpine Stufe (Oetztaler Alpen, Karwendel)
Meereshöhe	250-400 m	400-500 m	500-600 m	700-1200 m	1500-2300 m
Anoeciinae					
Paranoecia pskov.	———	?	———		
Neanoecia zirnitzi	———	———	———	———	
Anoecia corni	———	———	———	———	
A. ? disculigera	———				
A. maior	———				
A. haupti	———	———			
A. nemoralis	———	———	———		
A. furcata	———	———	?	(—)	
A. vagans	———	———			
Tetraneurini					
Colopha compressa	———	———	———		
Kaltenbachiella p.	———	———	———		
Tetraneura ulmi	———	———	———	———	———
T. longisetosa	———	?	———		
Pemphigini					
Thecabius affinis	———	———			
Parathecabius lys.	———				
P. stameri	———				
Pemphigus bursarius	———	———			
P. bursarius-ähnliche Formen	———	———	———		———
Fordinae					
Aploneura lentisci	———				(—)
Baizongia pistacciae	———	———	———		
Geoica utricularia	———	———	———	———	
G. setulosa	———	———	———		
Paracletus cimiciformis	———	———	———		
Forda formicaria	———	———	———	———	———
F. marginata	———	———	———		
F. dactylidis	———	———	———		
F. skorkini	———				
Smynthurodes betae	———	———	———		

2. Die besiedelten Biotope

(Einfluß kleinklimatischer und edaphischer Faktoren)

Tab. 11 gibt einen Überblick über die durch Pflanzengesellschaften gekennzeichneten Biotope, aus denen das eigene Material stammt. Auch hier gilt die Einschränkung, daß nicht die vollständige Verbreitung, sondern nur das Häufigkeitsverhältnis dargestellt werden kann. Ferner muß berücksichtigt werden, daß bei Arten mit engem Wirtskreis das Wirtsverhältnis und nicht die abiotischen Faktoren über das Vorkommen bestimmen.

Tabelle 11

Nachweise der einzelnen Arten aus den untersuchten Biotopen

Untersuchte Biotope (Benennung der Vegetationseinheiten nach OBERDORFER 1949) / Arten (Exules)	Alpine Magerrasen (*Caricetea curvulae*)	Felsenheide (*Sesleretea*)	Silbergrasflus (Dünen) (*Corynephoretea*)	Steppenheide (*Brometea*)	Bodensaure Magerrasen (*Nardetalia*)	Unkrautgesellschaften (*Rudereto-Secalinetea*)	Fettwiesen (*Arrhenatheralia*)	Riedwiesen (*Molinietalia*)	Moorbodengesellschaften (*Oxycocco-Sphagnetea*)	Eichen-Buchenwälder (*Querceto-Fagetea*)	Erlenbruchwälder (*Alnetea glutinosae*)
Anoeciinae											
Paranoecia pskovica								——	——		
Neanoecia zirnitzi			(—)		——	——	——	(—)			
Anoecia corni			——	(—)	——	——	——	(—)		(—)	
A. ? disculigera			(—)		(—)	(—)					
A. maior						(—)		(—)			
A. haupti				(—)	(—)	(—)					
A. nemoralis				(—)	——	——	——				
A. furcata				(—)	(—)	(—)					
A. vagans			(—)		——	——	——	(—)			
Tetraneurini											
Colopha compressa								——	——		
Kaltenbachiella pallida		(—)		(—)		(—)		——	——	(—)	(—)
Tetraneura ulmi	——	——	——	——	——	——	——	——			
T. longisetosa										——	——
Pemphigini											
Thecabius affinis						——	——	——			
Parathecabius stammeri											(—)
P. lysimachiae								(—)			
Pemphigus bursarius					——	——	——	——			
Fordinae											
Aploneura lentisci	(—)				(—)						
Baizongia pistaciae			——	——	——						
Geoica utricularia			——	——	——		——				
G. setulosa			——	——	——		——				
Forda formicaria	——	——	——	——	——	——	——	——		——	
F. marginata			——	——	——	——	——			(—)	
F. dactylidis				——	——	——					
F. skorkini		(—)		——	——	——					
Paracletus cimiciformis		(—)	——	——	——						
Smynthurodes betae					——	——	——				

—— = Nachweis; (—) = nur vereinzelte Funde.

Bei den nur in einzelnen Biotopen vorkommenden Arten: *Tetraneura longisetosa* (ombrophil), *Paranoecia pskovica* (hygrophil), *Colopha compressa* (hygrophil), *Aploneura lentisci, Forda skorkini, Paracletus cimiciformis* und *Baizongia pistaciae* (alle vier thermophil und xerophil), bei denen die ökologische Valenz der besiedelten Wirte und Wirtsgruppen größer ist als die der betreffenden Aphiden, darf ein unmittelbarer, die Verbreitung bestimmender Einfluß der klimatischen und edaphischen Faktoren angenommen werden.

Die biotopmäßig bedingten Verschiedenheiten im Ameisenbesuch werden auf S. 16 behandelt.

Bemerkenswert erscheint die starke Verbreitung der Fordinen in trockenen und steppenähnlichen Biotopen (vgl. Teil III, S. 131).

3. Die Besiedlung der einzelnen Böden
(Einfluß des edaphischen Faktors)

Die untersuchten Böden gehören zum Typ der braunen Waldböden und der Podsolböden.

a. Grundwassernahe Böden
(Gleiartige Böden, anmoorige Böden und Torfböden)

Die Wurzelaphidenfauna dieser Böden ist spärlich. Gefunden wurde hier *Paranoecia pskovica, Colopha compressa*[2], *Kaltenbachiella pallida*, ferner die beiden *Parathecabius*-Arten, gelegentlich auch *Thecabius affinis*. Die aufgezählten Arten weisen eine Reihe gemeinsamer morphologischer und biologischer Züge auf: Sie besitzen Wachsdrüsen (Ausnahme: Virgines von *Paranoecia*), sie sind bleich weißlich oder gelblich gefärbt, der perianale Haarkranz (= Trophobioseorgan) fehlt (Ausnahme: *Paranoecia*). Es liegen keine formicophilen Beziehungen vor. (Ausnahme: *Paranoecia;* es werden aber hier noch die mit einer dichten Wachshülle versehenen Eier frei in den Boden abgelegt. Im Gegensatz zu *Neanoecia* erfolgt keine Deponierung in Ameisenhaufen.) Oft leben die Wurzelaphiden der feuchten Böden in einer gemeinschaftlichen Hülle aus Wachsflaum.

b. Typische Grünlandböden
(Lehmig-sandige Böden, Lehmböden, Tonböden)

Der größte Teil der behandelten Arten wurde in diesen Böden gefunden. Kennzeichnend sind *Anoecia corni, A. vagans, A. nemoralis, Tetraneura ulmi, Pemphigus bursarius, Forda-* und *Geoica*-Arten. Wachsdrüsen kommen zwar gelegentlich vor, die Ausscheidung umfangreicheren Wachsflaums *(Pemphigus bursarius)* ist aber selten. Manche hierher gehörige Arten sind lebhaft gefärbt *(Forda:* blaugrün bis bräunlich, *Tetraneura:* orange bis rötlich). Fast alle Arten sind formicophil und besitzen ein Trophobioseorgan. Die wichtigsten Trophobiosepartner sind *Lasius flavus* und *L. niger*. Die Überwinterung der anholozyklischen Populationen erfolgt in der Regel in Ameisenbauten.

Im Gegensatz zu Schmutterers (1952) Beobachtungen bei subterranen Cocciden zeigen schwere Tonböden mit dichter Struktur nahezu die gleiche Besiedlung mit Wurzelaphiden wie leichte, lockerkrümelige Lehmböden. Die Ursache dafür dürfte in der bei den unterirdisch lebenden Aphiden wesentlich stärker ausgeprägten Formicophilie zu suchen sein. Durch die Grabtätigkeit verschiedener *Lasius-, Tetramorium-* und *Myrmica*-Arten ist vielen Wurzelaphiden auch in dichten Tonböden noch ein Zugang zu den Wurzeln und unterirdischen Sproßteilen der Wirtspflanzen möglich.

[2] Peuss (1928) bezeichnet *Colopha compressa* als eine Leitform für die „Lebensgemeinschaft der Gräser" in nordwestdeutschen *Hochmooren*.

c. Trocken-warme Böden
(Rendzina, Löß, Quarzsandböden)

Die Wurzelaphidenfauna der untersuchten trockenwarmen und heißen Böden (Sanddünen des Regnitzbeckens, Rendzinen des fränkischen Jura, Lößböden des Kaiserstuhlgebiets [Oberrhein]) erwies sich teils als ebenso reichhaltig wie die Fauna auf Lehm- und Tonböden, teilweise wurden noch stärkerer Besatz und größere Artenzahlen gefunden. Neben einer Reihe von Wurzellausarten, die auch in mäßig warmen und etwas feuchten Böden vertreten sind, kommen hier thermophile und xerophile Formen vor: *Aploneura, Baizongia, Paracletus, Forda skorkini.* Die Formicophilie ist in dieser Gruppe am deutlichsten ausgebildet. Als Trophobiosepartner tritt neben *Lasius flavus* verstärkt *Tetramorium caespitum*, gelegentlich auch *Lasius alienus* und *Solenopsis fugax* auf. Die Überwinterung vollzieht sich vielfach nur in Ameisenbauten.

Unter den Formen, die trocken-warme Böden bewohnen, sind die Fordinen besonders stark vertreten.

Im Herbst 1957 ermöglichte es eine Exkursion in die sommerheißen, niederschlagsarmen „Steppen"-Gebiete östlich des Neusiedler Sees (Burgenland), einen Einblick in die Wurzelaphidenfauna schwarzerdeähnlicher Böden des pannonischen Klimabereichs zu gewinnen. Über die Sammelergebnisse wird an anderer Stelle berichtet. Eindrucksvoll war hier die außerordentlich hohe Besiedlungsdichte, in der *Tetraneura ulmi* sowie verschiedene Fordinen gefunden wurden. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in Süddeutschland konnte stellenweise (Hansag-Wiesen) in jedem zweiten untersuchten Grashorst Wurzellausbefall festgestellt werden.

C. Parasiten und Räuber

Es ist bekannt, daß bei vielen oberirdisch lebenden Blattlausarten der jährliche Gang des Massenwechsels durch den Vertilgerkreis beeinflußt wird. Der häufig zu beobachtende auffällige Populationsrückgang nach dem frühsommerlichen Höchststand scheint, soweit er nicht wirtsbedingt ist (vgl. Kennedy, 1950), weitgehend durch das Eingreifen der Räuber und Parasiten verursacht zu sein. Vielfach vermag dabei der Vertilgerkreis in kurzer Zeit ganze Kolonien zu vernichten. Als Beispiel für den saisongebundenen Einfluß der Räuber und Parasiten auf die Populationsdynamik mancher Blattlausarten seien hier nur die interessanten Untersuchungsergebnisse von Meier (1957) erwähnt. Dort wurde für die Erbsenblattlaus festgestellt, daß mit fortschreitender Vegetationszeit ein mehr und mehr in Erscheinung tretendes Überhandnehmen der Blattlausfeinde den Blattlausschäden entgegenwirkt.

Demgegenüber ist die Rolle der bei den von uns beobachteten Wurzelläusen räuberisch oder parasitär lebenden Blattlausvertilger unbedeutend[3]. Eine vollständige Vernichtung einzelner Kolonien wurde lediglich bei *Tetraneura ulmi* beobachtet. Es ist dies gleichzeitig die Art mit dem höchsten bei den eigenen Untersuchungen beobachteten Parasitierungsgrad (von

[3] Es sei darauf hingewiesen, daß Cutright (1925) nach eingehenden Untersuchungen an nordamerikanischen Wurzelläusen ebenfalls zu der Feststellung gelangt, daß subterrane Aphiden außerordentlich wenig unter Räubern und Parasiten zu leiden haben.

170 Populationen waren ca. 7% durch *Aphidius* sp. befallen). Schwächere Paratisierung (ebenfalls durch Aphidiiden) wurde bei *Forda formicaria, F. marginata* und einigen *Anoecia*-Arten gefunden. Räuberisch lebende Syrphidenlarven wurden in unbedeutendem Maße bei einigen Anoeciinen und Fordinen festgestellt. An einigen relativ häufigen Aphidenarten (z. B. *Geoica utricularia)* konnten während der eigenen Untersuchungen weder Räuber noch Parasiten beobachtet werden.

Im folgenden wird eine durch Literaturangaben erweiterte Liste der angetroffenen Räuber und Parasiten gegeben, wobei auch die wichtigeren Feinde der Gallengenerationen zusammengestellt wurden:

Nematodes: In einer ad. *Baizongia pistaciae* wurde einmal eine Mermithidenlarve gefunden. Boerner und Heinze (1957) erwähnen Befall durch Nematodenlarven bei *Smynthurodes betae*. Davis (1916) stellte in den USA bei *Anoecia*-Exules eine Infektion mit Nematoden fest.

Acari: Als Externparasiten wurden im Untersuchungsgebiet gelegentlich Trombidiidenlarven *(Allothrombium fuliginosum* Herm. und andere Arten) beobachtet. Erwachsene Thrombidiiden fallen gelegentlich Wurzelläuse an und saugen sie aus.

Coleoptera: Vereinzelt wurden die unterirdisch lebenden Larven der Coccinellide *Platynaspis luteorubra* Goeze in Wurzellauskolonien gefunden. Aus den USA werden von Maxon (1916) die Coccinelliden *Scymnus melsheimeri* Weise *(collaris* Melsh.), *Sc. appalacheus* und *Hippodamia convergens* Guer. als Predatoren an den Wurzellauspopulationen von *Pemphigus betae* Doane gemeldet.

Rynchota: Schütze (1936) gibt als Räuber der Gallengeneration von *Tetraneura ulmi* die Reduviide *Empicoris (Ploiariola) culiciformis* Deg. an. Boerner & Heinze (1957) erwähnen bei *Pemphigus bursarius* (? Gallengeneration) die Anthocoride *Triphleps (Orius) minutus* L. Nach Cooley (1914) tritt in den USA bei den Herbstmigranten von *Pemphigus betae* die Nabide *Reduviolus ferus* L. auf.

Diptera: Die Chloropidenarten *Thaumatomyia (Chloropisca) notata* Mg. und *Th. (Ch.) glabra* Mg. werden von Aczél (1940) und weiteren Autoren als wichtige Vertilger von *Pemphigus bursarius* an Salatwurzeln genannt. Balachowski & Mesnil (1935) stellten *Thaumatomyia*-Arten auch bei *Anoecia* fest. Parker (1918) und weitere amerikanische Autoren bezeichnen *Th. glabra* als den wirksamsten Feind der Zuckerrübenlaus *(Pemphigus betae* Doane).

Syrphidenlarven wurden während der eigenen Untersuchungen gelegentlich bei Populationen von *Anoecia corni, A. maior, A. nemoralis* und *Tetraneura ulmi* gesammelt. Gezüchtet wurden die Imagines einer *Syrphus* sp. und von *Heringia (Pipizella) maculipennis* Mg. Die Nachbarart *H. virens* F. wurde von Heeger (1858) bei Aphiden an Umbelliferenwurzeln gefunden, von Kurir (1949) wird sie – zusammen mit *Pipiza festiva* Mg. – für *Pemphigus spirothecae* Pass. (in Blattstielgallen an *Populus) erwähnt.* Boerner & Heinze (1957) zählen weiterhin für *Baizongia pistaciae* und *Geoica utricularia* (? Hauptwirtsgenerationen) *Neocnemodon vitripennis* Mg. und *Heringia heringi* Zett. auf. Grandi (1921) beobachtete die letztgenannte Art auch bei *Aploneura lentisci* (Gallengeneration). Berücksichtigt man ferner die nordamerikanischen Nachweise von *Pipiza femoralis* Loew an *Colopha ulmicola* Fitch (Boerner & Heinze, 1957) und von *Pipiza pisticoides* Will.,

P. albipilosa Will. und *P. californica* Davids. an *Pemphigus*-Arten an Pappel (Davidson, 1916, 1917), so darf ausgesagt werden, daß es unter den aphidivoren Syrphiden in erster Linie die Vertreter der *Pipizini (Pipiza, Heringia, Cnemodon)* sind, die die *Tetraneurini, Pemphigini* und *Fordinae* ausbeuten. (Eine allgemeine Erörterung der Wirtsverhältnisse dieser Syrphidengruppe bringen Delucchi, Pschorn-Walcher & Zwölfer [1957].)

Leere Puparien von Vertretern der Chamaemyidengattungen *Leucopis* wurden während der eigenen Untersuchungen bei Kolonien von *Kaltenbachiella pallida* angetroffen. Grandi (1921) und weitere Autoren stellten *Leucopis palumbi* Rond. bei den Gallengenerationen von *Aploneura lentisci* fest. Nach Schumacher (1919) tritt *Leucopis nigricornis* Eggers bei *Pemphigus bursarius* (Gallengenerationen) auf. Einem unveröffentlichten Wirtsverzeichnis von Pschorn-Walcher (Delémont) werden noch folgende Angaben entnommen: *Leucopis bursaria* Rond. an der Gallengeneration von *Pemphigus bursarius. Leucopis palumbi* Rond. bei den Gallengenerationen von *Geoica, Aploneura* und *Forda* auf *Pistacia atlantica, Leucopis punctricornis* Mg. bei der Gallengeneration von *Tetraneura ulmi.*

Hymenoptera: Bei den eigenen Untersuchungen wurden noch unbestimmte Aphidiiden aus der Gattung *Aphidius* als Parasiten von *Anoecia corni, A. vagans, Tetraneura ulmi, Forda formicaria* und *F. marginata* beobachtet. Boerner und Heinze (1957) führen für *Smynthurodes betae* Parasitierung durch *Aphidius ervi* Hal. und *Praon abjectum* Hal. an.

Neuroptera: Aus dem Beobachtungsgebiet liegt ein einzelner Fund einer *Chrysopa*-Larve aus einer in einem *Lasius*-Bau überwinternden *Forda formicaria*-Population vor. Schütze (1936) gibt für *Tetraneura ulmi* (Gallengeneration) als Predator die Hemerobiide *Drepanopteryx phalaenoides* L. an.

Lepidoptera: Verschiedentlich wird aus *Pistacia*-Gallen von *Forda, Geoica* und *Baizongia* (Yakhontov 1938, Bodenheimer und Swirski 1957) die Larve der Pyralidenart *Alophila combustella* H.S. als Räuber an fundatrigenen Fordinen gemeldet.

Die Liste zeigt, daß der Vertilgerkreis der untersuchten Wurzellausgruppen sich im wesentlichen aus Vertretern derselben Familien, die oberirdisch lebende Blattläuse angreifen, zusammensetzt (Coccinelliden, Syrphiden, Chamaemyiden, Aphidiiden usw.). Ein Teil der Räuber, so etwa *Thaumatomyia notata* und *glabra, Platynaspis luteorubra* und vielleicht einige *Aphidius*-Arten scheinen auf subterrane Aphiden spezialisiert zu sein, während andererseits manche der aufgezählten Syrphidenarten sowohl an oberirdischen als auch an unterirdischen Aphidenpopulationen leben können, aber offenbar mit Vorliebe die wachsabscheidenden Eriosomatiden befallen. Hinweise auf eine die Wurzelläuse treffende Gefährdung größeren Ausmaßes durch räuberische Formen der Bodenfauna wurden nicht gefunden. Der beobachtete Befall durch Milben und Mermithiden war ohne Bedeutung.

Der Schutz der Aphidenkolonien durch Ameisenbesuch spielt nur eine untergeordnete Rolle. Von Aphidiiden parasitierte Aphidenpopulationen wurden wiederholt auch in Ameisenbauten *(Lasius flavus, niger)* angetroffen. Dagegen vermochten in Laboratoriumsversuchen den Aphiden *(Forda*-Arten) beigegebene Ameisen *(Lasius niger)* den Angriff erwachsener Trombidiiden erfolgreich abzuwehren.

Als eine der Ursachen für die verhältnismäßig große qualitative und quantitative Armut des Vertilgerkreises kann die unterirdische Lebensweise der Wurzelaphiden, die eine Reihe von Räubern und Parasiten am Auffinden des Wirts und am Zugang zum Wirt hindern dürfte, angenommen werden. Ferner muß der verhältnismäßig gering bleibende Umfang der Wurzellauskolonien berücksichtigt werden. Diese beiden Umstände werden auch von Bodenheimer & Swirski (1957) für die relativ geringe Bedeutung des Vertilgerkreises unterirdisch lebender Blattläuse verantwortlich gemacht.

D. Beziehungen zu Ameisen

1. Art der Beziehung und Abhängigkeitsgrad

Eine Übersicht über die mit den hier behandelten Wurzelaphiden zusammen angetroffenen Ameisen gibt Tab. 12.

Die Aphiden, deren Verhältnis zu den Ameisen im einzelnen recht vielfältig und unterschiedlich ausgestaltet sein kann, lassen sich nach der Art der Bindung an Ameisen in 3 Gruppen einteilen. Für die Benennung der Gruppen wurden die von Stammer und Greim (Greim, 1952) geschaffenen Bezeichnungen „formicobiont", „formicophil" und „formicoxen" verwendet. Die Definition der Begriffe mußte infolge der bei den Aphiden vorliegenden besonderen Verhältnisse etwas abgeändert werden.

Formicobiont wird eine Art genannt, die nachweislich auf das Zusammenleben mit Ameisen angewiesen ist.

Formicophil sind Arten, die von Ameisen regelmäßig besucht werden, deren Überwinterung ganz oder teilweise in Ameisenbauten erfolgt, bei denen aber im Zuchtversuch keine vollständige Abhängigkeit von Ameisen nachgewiesen werden konnte.

Als formicoxen werden Arten bezeichnet, die von Ameisen nicht oder nur ausnahmsweise besucht werden. Sie treten in Ameisenhaufen nur unregelmäßig und dann nur als geduldete Mitbewohner auf.

2. Formicoxene Arten

Hierher werden *Colopha compressa, Kaltenbachiella pallida, Thecabius affinis, Parathecabius stammeri, Parath. lysimachiae, Pemphigus bursarius*, die *P. bursarius*-ähnlichen Formen und *Aploneura lentisci* gerechnet.

Eine Aufnahme der ausgeschiedenen zuckerhaltigen Exkremente durch Ameisen erfolgt bei den aufgeführten Arten nicht oder nur ausnahmsweise. In Übereinstimmung mit dieser Tatsache steht die Erscheinung, daß bei den aufgezählten Arten kein Trophobioseorgan (= Analbeborstung, die den ausgeschiedenen Honigtau festzuhalten vermag) auftritt und daß alle Arten umfangreiche Wachsausscheidungen (zum Schutz vor Benetzung und Verklebung) absondern.

Das gelegentlich beobachtete Zusammenwohnen mit Ameisen wird als fakultative Synoekie gedeutet. In den *Lasius*-Kuppelbauten treffen diese Arten günstigere kleinklimatische Verhältnisse an. Die Tiere befinden sich auch hier an Wurzeln. Transport durch Ameisen oder Aufenthalt in Aphidenkammern wurde nicht beobachtet.

Tabelle 12

Übersicht über die im Untersuchungsgebiet mit den behandelten Aphiden zusammen angetroffenen Ameisenarten

	Lasius flavus Deg.	*Lasius niger* L.	*Lasius alienus* Foerst.	*Lasius mixtus* Mayr	*Myrmica ruginodis* Nyl.	*Myrmica laevinodis* Nyl.	*Tetramorium caespitum* L.	*Solenopsis fugax* Latr.	*Formica rufa* L.	*Formica pratensis* For.	*Formica fusca* Latr.	*Formica sanguinea* Latr.	Art der Beziehung zu Ameisen
Anoeciinae													
Paranoecia pskovica	++	+											formicophil
Neanocia zirnitzi	+												„
Anoecia corni	+	+	+		±	+	±		±				„
A. nemoralis	+	+		±			±			±			„
A. furcata	+						+						„
A. vagans	±	+			±								„
Tetraneurini													
Colopha compressa	±												formicoxen
Kaltenbachiella pallida	±						±						„
Tetraneura ulmi	++	+	±	+		+	±	±	±		±		formicophil
T. longisetosa		±			±	±	±						„
Pemphigini													
Thebacius affinis													formicoxen
Parathecabius stammeri													„
P. lysimachiae													„
Pemphigus bursarius		±											„
P. bursarius-ähnliche Formen		±											„
Fordinae													
Aploneura lentisci													formicoxen
Baizongia pistaciae	++	±					±	±					formicophil
Geoica utricularia	++	±					±	±					„
G. setulosa	++				±		±						„
Paracletus cimiciformis							++						formicobiont
Forda formicaria	++	++	+	+	±				±		±	±	formicophil
F. marginata	++	+	±	±		±	+	±					„
F. dactylidis	±	±					+						„
F. skorkini	±						±						„
Smynthurodes betae	++												„

++ = zahlreiche Beobachtungen; + = gelegentliche Beobachtungen;
± = vereinzelte Beobachtungen.

Alle hier behandelten formicoxenen Arten vermögen anholozyklisch zu überwintern, bei manchen *(Parathecabius, Pemphigus bursarius*-ähnliche Formen) herrscht der Parazyklus vor. *Aploneura* ist im mitteleuropäischen Gebiet ausschließlich anholozyklisch.

3. Das Trophobioseverhältnis zwischen den untersuchten formicophilen Aphiden und Ameisen

Die Trophobiose ist ein zwischen 2 Tierarten bestehendes Partnerschaftsverhältnis, bei dem die eine Art der anderen Exkremente oder Ausscheidungen als Nahrung liefert und dafür von dieser beschützt, beherbergt oder auf andere Weise gefördert wird. Bei den untersuchten Aphidengruppen wurden Trophobiosebeziehungen nur unter den formicophilen Arten gefunden. Eine Übersicht über diese und ihre Trophobiosepartner gibt Tab. 12.

a. Die Bedeutung der Trophobiose mit Wurzelläusen für die unterirdisch lebenden Ameisenarten

Daß unterirdisch lebende Ameisenarten (vorwiegend die Gattungen *Lasius, Myrmica, Tetramorium)* Wurzelläuse aufsuchen, durch Betrillern mit den Antennen zur Honigtauabgabe veranlassen und die ausgeschiedenen zuckerhaltigen Exkremente einbringen, daß sie oft diese Aphiden in ihren Bauten in eigenen Kammern halten und die eingesammelten Aphideneier aufstapeln, dies ist schon seit den Untersuchungen von Huber (1820, zit. nach Buckton, 1883) bekannt. Einen zusammenfassenden Überblick über die Bedeutung der Trophobiose für die Ernährungsbiologie von *Formica rufa* L. gibt Wellenstein (1952). Ganz allgemein wird die Trophobiosefrage von Nixon (1951) auf Grund einer sehr reichhaltigen Literaturauswahl diskutiert. Das Bestehen enger Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Aphiden wird von diesem Autor durch die Zusammenstellung eines umfangreichen Beobachtungsmaterials veranschaulicht.

Dagegen ist die Erörterung der Frage, bis zu welchem Umfang bestimmte Ameisenarten, etwa *Lasius flavus,* in ihrer Ernährung auf Wurzelläuse angewiesen sind, noch nicht abgeschlossen. Es wird mehrfach auf das scheinbare Mißverhältnis zwischen der Individuenzahl einzelner Ameisenkolonien und der Zahl der beherbergten Wurzelläuse hingewiesen. (Vgl. Goetsch [1940]: In den Monaten Mai bis August an der Universität Breslau vorgenommene Auszählungen von *Lasius flavus*-Nestern ergaben jeweils 23 000 bis 47 000 erwachsene Ameisen und nur 5–54 Aphiden und Cocciden.)

Die eigenen Untersuchungen zeigten, daß bei Auszählungen dieser Art unbedingt die Jahreszeit berücksichtigt werden muß. Während des Frühjahrs, Sommers und Herbstes befindet sich die überwiegende Zahl der von den einzelnen Ameisenkolonien besuchten Wurzelläuse nicht im Ameisenbau selbst, sondern in dessen näherer oder weiterer Umgebung. Erst gegen Winteranfang werden die Läuse von den Ameisen in ihre Bauten eingeschleppt und dort gehalten (vgl. Teil III, S. 159). Da ein Teil der während des Sommers besuchten Wurzellauskolonien im Herbst zum Hauptwirt abwandert und ein weiterer Teil im Freien zurückbleibt, geben auch die während der Wintermonate in Ameisennestern gefundenen Aphiden noch kein vollständiges Bild der zur Zeit des sommerlichen Hauptnahrungsbedarfs den einzelnen Ameisenkolonien zur Verfügung stehenden Anzahl von Wurzellausindividuen. Als Anhaltspunkt sei hier mitgeteilt, daß bei eigenen Auszählungen in mittelgroßen *Lasius flavus*-Bauten teilweise 900 und mehr überwinternde Wurzelaphiden und Cocciden gefunden wurden! Wenn diese Zahl auch für eine erhebliche Bedeutung der formicophilen Wurzelläuse als Nahrungslieferanten gewisser Ameisenarten spricht, so darf

andrerseits nicht unberücksichtigt bleiben, daß in anderen, zur gleichen Zeit untersuchten und derselben Art zugehörenden Nestern nur sehr geringe Bestände an Wurzelaphiden überwinterten.

Die in großer Zahl und zu allen Jahreszeiten zur Gewinnung von Aphidenmaterial unternommenen Durchsuchungen von *Lasius*-Bauten vermittelten den Eindruck, daß das Trophobioseverhältnis der einzelnen Kolonien großen Schwankungen unterliegt.

b. Die Bedeutung des Trophobioseverhältnisses für die untersuchten Aphidenarten

Umfangreiche, von Herzig (1937) an *Aphis sambuci* und *Doralis fabae* mit *Lasius niger* und *L. fuliginosus* durchgeführte Versuche, deren Ergebnisse gut mit Literaturangaben (bei Nixon 1952) über andere Aphidenarten übereinstimmen, zeigten, daß von Ameisen besuchte Blattlauskolonien nicht nur eine größere Saugtätigkeit entfalten, sondern auch eine stärkere Vermehrungsfähigkeit besitzen. Bei den in der vorliegenden Arbeit behandelten Blattlausgruppen wurde diese Auswirkung des Ameisenbesuchs wegen der Beobachtungsschwierigkeiten nicht geprüft. Es darf aber angenommen werden, daß die bei Cocciden und Aphiden mehrfach (Nixon [1952] und neue Untersuchungsergebnisse von H. Müller [1956]) festgestellte Steigerung des Nahrungsumsatzes und des Vermehrungspotentials durch regelmäßig erfolgenden Ameisenbesuch auch bei formicophilen Wurzelläusen vorliegt.

Eine weitere durch den Ameisenbesuch herbeigeführte Begünstigung liegt in dem Schutz vor einer Verklebung durch die ausgeschiedenen zuckerhaltigen Exkremente. Hierauf weisen zahlreiche Autoren hin, so neuerdings Bodenheimer & Swirski (1957). Da viele Autoren hierin eine für die besuchten Aphiden lebenswichtige Funktion sehen, soll betont werden, daß bei den behandelten formicophilen Aphiden Zuchten über zahlreiche Generationen hinweg in der Regel auch ohne Ameisenbetreuung gelangen, daß also die Entfernung des ausgeschiedenen Honigtaus durch Ameisen für die untersuchten Wurzelläuse offenbar keine unbedingte Notwendigkeit darstellt.

Bei den untersuchten formicoxenen Aphiden *(Colopha, Kaltenbachiella, Pemphigini, Aploneura)* und bezeichnenderweise auch bei den den Ameisen nicht zugänglichen gallenbewohnenden Hauptwirtsstadien formicophiler Aphiden *(Tetraneura,* Fordinen) wird das Problem des Schutzes vor Verklebung mit Hilfe einer umfangreichen Wachsproduktion gelöst. Diese Wachsausscheidungen bilden bei frei im Boden lebenden Formen voluminöse, wasserabweisende Hüllen. Bei den gallenbewohnenden Formen wird dagegen die ausgeschiedene Flüssigkeit durch feinen Wachsstaub eingepudert und auf diese Weise die Aphidenpopulation vor Benetzung geschützt.

Nur sehr beschränkt war bei den beobachteten Arten der durch die Ameisen ausgeübte Schutz gegenüber Blattlausfeinden. Adulte Trombidiiden konnten von *Lasius niger* erfolgreich abgewehrt werden. Gegen parasitische Hymenopteren vermochten die Ameisen ihre Trophobiosepartner aber nicht zu sichern. Wiederholt wurden inmitten von Ameisennestern durch *Aphidius*-Arten parasitierte Wurzelläuse gefunden (vgl. Wichmann, 1955).

Eine bedeutende Rolle bei der Vergrößerung und Ausbreitung der Wurzellauskolonien kommt der von unterirdisch lebenden Ameisen ausgeübten Grabtätigkeit zu. Bei zahlreichen in Bodennähe oder subterran lebenden Aphidenkolonien können von Ameisen (vor allem *Lasius*

niger) gebaute lange Tunnel und Galerien gefunden werden. Insbesondere war dies bei Lachniden und Aphididen der Fall. Vielfach konnte beobachtet werden, daß der von Aphiden besiedelte Wurzelhals oder die Wurzeln des Wirts teilweise freigelegt worden waren. Wichtig für die Bildung neuer Aphidenkolonien ist das unterirdische Gangsystem mancher *Lasius*-Arten. Es bietet, namentlich in schweren, bindigen Böden, den wanderlustigen Junglarven der Aphiden eine verhältnismäßig große Bewegungsfreiheit (Literaturangaben über entsprechende Beobachtungen bei anderen Aphidengruppen bei Nixon 1952).

Sehr auffallend und schon seit langem bekannt ist die Begünstigung, die manche Ameisenarten, vorwiegend *Lasius flavus* und *niger*, bestimmten, mit ihnen in Trophobiose stehenden Wurzelläusen durch die zu Winterbeginn erfolgende Einschleppung und anschließende Haltung in ihren Nestern gewähren. Man trifft die dort überwinternden Aphiden entweder einzeln in den Gängen oder dicht geschart an der Decke eigener Kammern (= „Aphidenställe"). Manchmal befinden sich die überwinternden Aphiden in unmittelbarer Nähe der Brut. Wenn auch die Überwinterung in Ameisenbauten die betreffenden Aphidenarten nicht völlig vor Frosttemperaturen zu schützen vermag (vielfach wurden die Tiere noch im durchfrorenen Bodenbereich gefunden), so ist dennoch hier eine Sicherung vor übermäßiger Feuchtigkeit, Verpilzungsgefahr usw. gegeben. Während bei frei im Boden überwinternden Aphidenpopulationen gelegentlich Schädigungen festgestellt werden konnten, befanden sich die in Ameisenbauten weilenden Tiere in der Regel in sehr guter Verfassung.

In ganz entsprechender Weise stellen Bodenheimer & Swirski (1957) für den mediterranen Klimabereich (Israel) ein im Frühjahr und Sommer durch Ameisen *(Tapinoma, Tetramorium)* erfolgenden Abtransport von subterranen Aphiden und Cocciden in tiefere Bodenschichten fest. Dieser Transport schützt die Läuse vor übermäßig hohen Temperaturen im oberen Bodenbereich.

Eine weitere Förderung lassen einige Ameisenarten, in erster Linie *Lasius flavus*, manchen Blattlausarten durch das Einsammeln und Stapeln der Wintereier zukommen. Diese werden in den Bauten in großen zusammenhängenden Haufen, die manchmal mehr als 1500 einzelne Eier enthalten, in besonderen Kammern abgelegt und gelegentlich umgetragen. Die Ameisen lassen ihnen die gleiche Fürsorge wie ihren eigenen Eiern angedeihen. Beim Öffnen eines Nestes im Freiland konnte immer wieder beobachtet werden, daß die Ameisen zunächst bemüht waren, die gestapelten Eimassen in Sicherheit zu bringen. In Formicarien gehaltene Ameisen schleppten bei jeder Verlegung des Nestes die Aphideneier mit. In Glastuben über Winter aufbewahrte Blattlauseier wurden von den beigegebenen Ameisen durch mehrfache Verlagerung vor eingedrungener Feuchtigkeit geschützt.

In einigen Fällen konnte nachgewiesen werden, daß Ameisen (es handelt sich hier fast ausschließlich um *Lasius niger)* formicophile Aphiden zu bestimmten Wirtspflanzen hinschleppen und dort ansetzen. Gut gesicherte Beobachtungen liegen für *Aphis maidi-radicis* Forbes vor, die in Nordamerika von *Lasius niger americanus* zu den Maispflanzen hintransportiert wird (Webster 1907, Davis 1917). Eidmann (1927) berichtet, daß *Lasius niger* die Apfelblattlaus *Aphis mali* F. im Frühjahr zu den Zweigen eines Apfelbaumes hintrug. Einen entsprechenden Transport

zu neuen Wirtspflanzen stellte CUTRIGHT (1925) bei der Wurzellaus *Prociphilus erigeronensis* Thomas fest.

Eigene Beobachtungen ergaben, daß gelegentlich *Lasius niger* die Tannenwurzellaus *Prociphilus* sp. durch lange Erdgalerien hin zu den Wurzeln noch unbefallener Jungtannen zu transportieren vermag! Jedoch werden alle diese Erscheinungen nur verhältnismäßig selten angetroffen. Bei den in der vorliegenden Arbeit behandelten Gruppen konnte in keinem Fall ein Transport zum Wirt hin nachgewiesen werden. Zur Prüfung dieser Frage wurden eine Reihe von Formicarversuchen durchgeführt. Dabei wurde eine Versuchsanordnung, die in ähnlicher Weise auch LUBBOCK (zit. nach BUCKTON 1883) verwendete, benutzt. Kleinen, in LUBBOCKschen Gipsnestern gehaltenen *Lasius flavus*-Kolonien wurden in Reagenzgläsern, die mit dem Hauptnest in Verbindung standen, verschiedene Wirtspflanzen vorgesetzt. Die aus den beigegebenen Aphideneiern geschlüpften Jungläuse suchten ihre Wirte in der Regel selbst auf. Gelegentlich wurden sie, wenn die Wurzelballen der vorgelegten Pflanzen noch feucht waren, von den Ameisen zusammen mit der eigenen Brut zu den Pflanzen geschleppt. Sobald den Ameisen aber in einem anderen Reagenzglas feucht und schattig gehaltene Erde geboten wurde, zogen diese mitsamt den Jungläusen von den Wirtspflanzen weg und suchten den neuen Platz auf. In allen durchgeführten Versuchen mußte das Verhalten der Ameisen als Folge eines von den Aphideneiern und den Aphiden selbst ausgelösten Brutpflegeinstinktes gedeutet werden. Es wurde der für die ökologischen Ansprüche der betreffenden Ameisenpopulation jeweils günstigste zugängliche Platz im Käfig ausgesucht. (Möglicherweise beruht der von LUBBOCK 1880 bei Versuchen mit einem Kunstnest beobachtete Transport frischgeschlüpfter Läuse zu bestimmten Pflanzen auch auf dem Aufsuchen eines den Ameisen zusagenderen Platzes.)

Während *Neanoecia*-Eier von *Lasius flavus* mit großem Eifer gepflegt und bewacht wurden, kümmerten sich die Ameisen um die geschlüpften Fundatrices nur wenig. Die Junglarven, die wesentlich beweglicher sind als die Altläuse, begannen sofort nach dem Schlüpfen emsig umherzulaufen. Es besteht kein Zweifel darüber, daß sie ihre Wirtspflanzen selbst aufsuchen. Die gleichen Schlußfolgerungen legten die durchgeführten Käfigversuche für das Verhalten der Junglarven überwinternder *Fordinae* nahe.

c. Die Bindung zwischen einzelnen Trophobiosepartnern

Die Frage, bis zu welchem Grad die behandelten formicophilen Aphidenarten auf die Betreuung durch Ameisen angewiesen sind, kann im Zuchtversuch kaum gelöst werden, da zu diesem Zweck der Massenwechsel über lange Zeiträume hin verfolgt werden müßte. Wichtig wäre es vor allem, das Verhalten der betreffenden Arten während ungünstiger klimatischer Verhältnisse (extrem lange Winter, tiefe Temperaturen, Überschwemmungen usw.) zu prüfen. Fast alle bearbeiteten formicophilen Wurzelläuse wurden im Labor über mehrere Generationen hin ohne Ameisen gezüchtet. Die Tiere gediehen hierbei auch ohne ihre Trophobiosepartner. Somit konnte bei diesen Arten eine vollständige und unmittelbare Abhängigkeit von der Pflege durch Ameisen experimentell nicht nachgewiesen werden. Mehr Gewicht muß aber der Tatsache beigelegt werden, daß im Frei-

land in allen besiedelten Biotopen und Höhenstufen die stark formicophilen Arten zusammen mit Ameisen und in deren Bauten überwinternd gefunden wurden.

Die in Tab. 12 erkennbare Bevorzugung bestimmter Aphidenarten durch bestimmte Ameisen ist in erster Linie durch die Biotopwahl der betreffenden Formen bedingt. Es ist indessen sehr wahrscheinlich, daß, so wie bei der formicobionten Art *Paracletus cimiciformis* (im Beobachtungsgebiet ausschließlich bei *Tetramorium caespitum*), auch bei manchen formicophilen Wurzelaphiden zu bestimmten Ameisenarten die Beziehungen enger gestaltet sind als zu anderen. Als Beispiel mögen hier *Anoecia corni* und *Anoecia nemoralis*, die etwa die gleichen Biotope bewohnen, dienen. Bei *A. corni* überwiegt der Besuch durch *Lasius niger*, während *A. nemoralis* von *Lasius flavus* bevorzugt wird.

Auf die Tatsache, daß die Wechselbeziehungen zwischen aphidicolen Ameisen und formicophilen Aphiden nicht nur durch die Biotopwahl der Trophobiosepartner bestimmt werden, sondern daß gelegentlich spezifische Bevorzugungen oder Bindungen, die in der Regel wenig beachtet und in ihrem ursächlichen Zusammenhang nicht abgeklärt sind, bestehen, weisen auch Bodenheimer und Swirski (1957) hin. Die Autoren fanden *Geoica utricularia* in Israel ausschließlich in Nestern von *Tetramorium*, während eine andere Art nicht mit dieser, sondern mit anderen Ameisenarten vergesellschaftet war (Vgl. auch Eastop, 1953.)

Im Tief- und Mittelland wurden die behandelten Wurzellausarten nur ausnahmsweise von Ameisen aus der Gattung *Formica* besucht. Ein Aufenthalt in *Formica*-Nestern wurde bei den eigenen Nachsuchungen hier nie festgestellt. Ganz anders liegen die Verhältnisse im Hochgebirge, in 1500 bis 2200 m Meereshöhe, wo die normalerweise die formicophilen Aphiden besuchenden und betreuenden *Lasius*-Arten nicht mehr vorkommen. Die beiden in dieser Höhenlage noch gefundenen formicophilen Arten *Tetraneura ulmi* und *Forda formicaria* wurden hier nicht nur regelmäßig von *Formica rufa* und *F. fusca** besucht, sondern überwinterten auch in deren Nestern. Diese Erscheinung darf sicherlich nicht als Folge eines Konkurrenzverhältnisses zwischen verschiedenen blattlausbesuchenden Ameisenarten gewertet werden. Ihre Ursache liegt lediglich in einem abweichenden Verhalten der alpinen *Formica*-Populationen und in einer infolge der klimatischen Bedingungen abgeänderten trophobiotischen Bindung der betreffenden Aphidenpopulationen.

d. Mit dem Trophobioseverhältnis verbundene Anpassungs- und Begleiterscheinungen

Das stammesgeschichtlich zweifellos alte[4] Partnerschaftsverhältnis zwischen Ameisen und formicophilen Aphiden weist eine Reihe von morphologischen, bionomischen und verhaltensmäßigen Begleiterscheinungen auf. Die Frage, ob diese einzelnen Erscheinungen eine Ursache oder eine Folge des Trophobioseverhältnisses sind, soll hier nicht gestellt werden. Es wird lediglich eine Übersicht über die bei den Trophobiosepartnern auftretenden morphologischen und biologischen Eigenheiten gegeben.

* Dem bekannten Ameisenspezialisten Herrn Dr. Kutter (Flawil, Schweiz) verdanke ich den Hinweis, daß die von mir erwähnte alpine *Formica fusca* möglicherweise mit der sehr ähnlichen und in der Schweiz faktisch nur alpin und hochalpin auftretenden *F. lemani* Bondr. identisch ist.

[4] Buckton (1883) erwähnt Bernsteinfunde aus dem Tertiär, die bereits eine Beziehung zwischen Aphiden und Ameisen erkennen lassen.

Eine Untersuchung, in welchem Maß die durch die Pflege der Wurzelaphiden mitermöglichte rein unterirdische Lebensweise manche Ameisenarten (z. B. *Lasius flavus)* morphologisch beeinflußt hat (Reduktion der Fazettenaugen usw.), war im Rahmen dieser Arbeit nicht vorgesehen. Verhaltensmäßige Anpassungen der Ameisen an die Trophobiose dürfen in dem planmäßig erfolgenden Aufsuchen der Kolonien, im „Betrillern" der Läuse, das diese zur Abgabe von Honigtau veranlaßt, im Transport der Aphiden und ihrer Eier, in der Haltung der Läuse in eigenen Kammern und in der Eideponierung gesehen werden. Der Transport, die Betreuung im eigenen Bau und der Versuch, die Läuse und deren Eier bei einer Gefährdung in Sicherheit zu bringen, werden als durch den Brutpflegeinstinkt ausgelöste Handlungen betrachtet. Eine weitere, hier zu berücksichtigende Erscheinung liegt darin, daß bestimmte Ameisen, vor allem *Lasius flavus,* geflügelten Wurzelläusen gelegentlich die Flügel kurz über der Wurzel abbeißen. Dieses bisher nur bei Traminen und *Anoecia*-Arten beobachtete Verhalten konnte im Laborversuch nicht herbeigeführt werden. Mordvilko (1907) deutet es als einen Versuch, besser an die ausgeschiedenen zuckerhaltigen Exkremente gelangen zu können. Im Beobachtungsgebiet wurde dieses Flügelabbeißen immer nur bei virginoparen Wurzelläusen festgestellt. Die von Mordvilko (1935) ausgesprochene Vermutung, daß dieses Verhalten der Ameisen die Entwicklung der Parazyklen begünstige, kann somit durch die eigenen Beobachtungen nicht gestützt werden.

Die auffallendste morphologische Anpassung der formicophilen Läuse an die Trophobiose ist der Besitz bestimmter Borsten der Analgegend, die den ausgeschiedenen Honigtau in Tropfenform festzuhalten und den Ameisen auf diese Weise zugänglich zu machen vermögen. Diese Beborstung wird in der vorliegenden Arbeit als „Trophobioseorgan" bezeichnet. In der Literatur wird sie 1907 von Mordvilko, später von anderen Autoren (vgl. Nixon 1952) erwähnt, ausführlicher untersucht wurde diese Bildung von Schmidt (1952). Ein Trophobioseorgan wurde bei den formicophilen Arten aller hier untersuchten Wurzellausgruppen gefunden. Es kann im einzelnen sehr unterschiedlich ausgebildet sein (vgl. die Beschreibungen im systematischen Teil). Von der restlichen Körperbeborstung unterscheidet sich der das Trophobioseorgan bildende Haarkranz durch eine verhältnismäßig konstante Borstenanordnung. Dem bei manchen Arten vorkommenden jahreszeitlichen Längen- und Gestaltwandel der Körperbeborstung unterliegen die Borsten des Trophobioseorgans nicht oder nur in sehr geringem Umfang. Bemerkenswert ist das Fehlen oder Vorkommen eines Trophobioseorgans bei den untersuchten Gruppen. Die *Anoeciinae,* deren sämtliche Arten formicophil sind, besitzen durchweg eine dichte und lange Perianalbeborstung. Unter den *Tetraneurini* fehlt den formicoxenen Arten *Colopha compressa* und *Kaltenbachiella pallida* ein Trophobioseorgan vollständig, während die nahe verwandten formicophilen *Tetraneura*-Arten ein solches in Gestalt der langen, gegen die Analöffnung hin gebogenen und im Halbkreis angeordneten Subanalborsten besitzen. Die Pemphiginen weisen, ihrer formicoxenen Lebensweise entsprechend, keine perianalen Borsten, die den Honigtau festhalten könnten, auf. Bei den *Fordinae* fehlen diese der formicoxenen Art *Aploneura lentisci* und der formicobionten Art *Paracletus cimiciformis.* Bei allen übrigen Vertretern ist ein Trophobioseorgan entweder in Gestalt einer

dichten und langen Perianalbeborstung oder als subanale Borstenreihe ausgebildet. Alle diese Arten sind formicophil.

Eine weitere morphologische Anpassung an die Trophobiose darf darin gesehen werden, daß die betreffenden Wurzelaphiden meist nur wenig oder gar kein Wachs ausscheiden (Mordvilko 1907 usw.). Allerdings gibt es hier Ausnahmen. Es sei etwa auf die Tannenwurzelläuse *(Prociphilus* spec.) hingewiesen. Innerhalb der behandelten Gruppen nimmt die formicophile, aber dennoch umfangreiche Wachsausscheidungen absondernde *Baizongia pistaciae* eine Sonderstellung ein.

Zahlreich sind die in Übereinstimmung mit der formicophilen Lebensweise stehenden Verhaltensformen bei Aphiden. Hierher zu rechnen ist das Unterlassen von Fluchtreaktionen gegenüber Ameisen, die Abgabe von Honigtau auf bestimmte Reize hin, die Duldung des Transports durch Ameisen, der Überwinterungsaufenthalt in den Aphidenställen der Ameisenbauten usw. Auch auf das bei manchen Lachniden, Traminen und *Paracletus* zu beobachtende „Winken" mit den Hinterbeinen soll in diesem Zusammenhang hingewiesen werden.

Bemerkenswert erscheint schließlich der bei den untersuchten Gruppen feststellbare Zusammenhang zwischen dem Ausbildungsgrad der Anholozyklie und der Formicophilie (Tab. 13). Als Maß für den von den einzelnen Aphidenarten entwickelten Grad der Anholozyklie dient dabei der Prozentsatz der nicht zum Hauptwirt zurückwandernden Populationen (umgerechnet auf ein Beobachtungsjahr). Die Intensität der Formicophilie wird durch den Prozentsatz der mit Ameisen zusammen angetroffenen Blattlauspopulationen ausgedrückt[5]. Berücksichtigt werden nur Arten, die häufiger zur Beobachtung gelangten.

Die Tabelle 13 zeigt folgendes: Bei den holozyklischen Arten *Anoecia corni* und *A. vagans* wurden 10 % bzw. 45 % der Populationen zusammen mit Ameisen beobachtet. Die Formicophilie dieser Arten ist nur schwach ausgeprägt.

Bei den vorwiegend, aber nicht völlig anholozyklischen Arten *Anoecia nemoralis* und *Tetraneura ulmi* beträgt der Anteil der mit Ameisen beobachteten Populationen 50 % bzw. 60 %. Die Überwinterung erfolgt sowohl frei im Boden als auch im Ameisenhaufen. Die Formicophilie ist stärker entwickelt als bei den im Herbst vollständig zum Hauptwirt abwandernden Arten.

Die im Beobachtungsgebiet völlig parazyklischen *Fordinae* sowie die nur noch unterirdisch lebenden Anoeciinen *Paranoecia pskovica* und *Neanoecia zirnitzi* zeigen, soweit sie überhaupt Trophobiosebeziehungen mit Ameisen unterhalten, eine sehr stark ausgeprägte Formicophilie. 70–95 % der Kolonien wurden mit Ameisen zusammen angetroffen. Gleichzeitig erfolgte die Überwinterung hier immer in Ameisenhaufen.

4. Die formicobionte Art Paracletus cimiciformis

Paracletus cimiciformis ist die einzige der untersuchten Aphidenarten, die im Zuchtversuch eine vollständige Abhängigkeit von Ameisen *(Tetramorium*

[5] Der durch den Anteil der zusammen mit Ameisen gefundenen Aphidenpopulationen ausgedrückte Grad der Formicophilie ist nicht nur durch die Zahl der in Ameisenbauten überwinternden Wurzellausfunde, sondern gleichzeitig durch den verschieden starken Besuch während der warmen Jahreszeit bedingt.

Tabelle 13

Ausbildungsgrad von Formicophilie und Anholozyklie

Aphidenarten	Überwinterung frei im Boden	Überwinterung in Ameisenbauten	Formicophilie (= % der mit Ameisen angetroffenen Populationen)	Anholozyklie (= % der jährlich nicht abwandernden Populationen)
Aploneura lentisci	+	—	0 % (formicoxen)	100 % anholozykl.
Pemphigus bursarius	+	—	5 % „	ca. 50 % „
Anoecia vagans	—	—	10 % (formicophil)	keine Anholozykl.
A. corni	—	—	45 % „	„ „
A. nemoralis	+	+	60 % „	ca. 80 % anholozykl.
Tetraneura ulmi	+	+	50 % „	„ 80 % „
Forda marginata	—	+	70 % „	100 % „
F. formicaria	—	+	80 % „	100 % „
Smynthurodes betae	—	+	85 % „	100 % „
Baizongia pistaciae	—	+	85 % „	100 % „
Geoica utricularia	—	+	80 % „	100 % „
G. setulosa	—	+	90 % „	100 % „
Paranoecia pskovica	+ (Ei)	—	85 % (formicophil)	100 % im Boden
Neanoecia zirnitzi	—	+ (Ei)	95 % „	100 % „ „
Paracletus cimicif.	—	+	95 % (formicobiont)	100 % anholozykl.

caespitum) zeigte. Sie konnte über längere Zeit hin nur mit dieser Ameise gehalten werden. Die eigenen Beobachtungen bestätigen vollständig die Untersuchungsergebnisse von ADLERZ (1913), SCHOUTEDEN (1902 b), SCHUMACHER (1923), MORDVILKO (1935), SCHMIDT (1952) und weiteren Autoren, die *Paracletus cimiciformis* für eine gänzlich auf die Betreuung durch Ameisen angewiesene Aphidenart halten. Daß gelegentlich vereinzelte Tiere auch ohne Ameisen gefunden werden, spricht nicht gegen die formicobionte Lebensweise der Art, da es sich hier um die Nachkommenschaft geflügelter Tiere handeln kann, die sich zunächst vorübergehend an einer Wirtspflanze festgesetzt hat.

SCHMIDT (1952) weist darauf hin, daß *Paracletus* keinen perianalen Haarkranz besitzt. Er vermutet, daß diese Wurzellaus den Wirtsameisen keinen Honigtau, sondern lediglich durch die Cuticula abgeschiedene Exudate liefert. Den stark entwickelten Seitenwulst mancher adulten Läuse vergleicht er mit den physogastren Bildungen anderer Ameisengäste. Er kommt zu der Schlußfolgerung, daß bei *Paracletus* ein Fall von Sozialparasitismus vorliege.

Die eigenen Zuchtversuche zeigten, daß dem nur gelegentlich ausgeschiedenen Honigtau lediglich eine untergeordnete Rolle als Ameisennahrung zukommt, daß *Paracletus* von den Ameisen nicht in der üblichen Weise „betrillert", sondern „abgeleckt" wird, daß die Ameisen, wie das schon ADLERZ (1913) beobachtet hatte, gelegentlich die Rüsselspitze der Läuse zwischen die Mandibeln nehmen und daß *Paracletus* mit seinem Rüssel im Gegensatz zu allen anderen bisher hierauf untersuchten Aphiden Flüssigkeiten unmittelbar aufnehmen kann.

Damit steht der eigene Befund in guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen von ADLERZ, SCHMIDT und anderen Autoren. Wenn auch eine eingehende weitere Untersuchung dieser sehr interessanten und in vielen Punkten

von den Arten der benachbarten Gruppen völlig abweichenden Wurzellaus erforderlich bleibt, so darf doch auf Grund der bisher vorliegenden Untersuchungsergebnisse gefolgert werden, daß *Paracletus cimiciformis* eine an die Ameisenart *Tetramorium caespitum*[6] sozial-parasitisch gebundene Form darstellt, die ihren Wirtsameisen nur noch in sehr geringem Maß Honigtau, aber dafür offenbar als Reizmittel dienende Exudate zur Verfügung stellt (Schmidt 1952) und unter gewissen Umständen von der Wirtsameise gefüttert werden kann (Adlerz 1913).

E. Wirtschaftliche Bedeutung

Die folgenden Erörterungen benützen neben den eigenen Untersuchungsergebnissen und zusätzlichen Beobachtungen (1955–1957) auch Mitteilungen, die auf eine Umfrage bei schweizerischen, deutschen und österreichischen Pflanzenschutzanstalten[7] hin erhalten wurden. Der in diesem Abschnitt angestrebte Überblick erforderte ferner die Durchsicht einer umfangreichen Literatur. Da sich im deutschsprachigen Schrifttum nur verhältnismäßig wenige Angaben über die wirtschaftliche Bedeutung der *Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini* und *Fordinae* finden, sind die wichtigeren Literaturstellen, die auf Schadauftreten hinweisen, kurz zusammengestellt worden. Veröffentlichungen der Pflanzenschutzliteratur, die lediglich Schadvorkommen erwähnen, ohne die betreffenden Aphiden näher zu behandeln, wurden aus Gründen der Platzersparnis nicht in das Literaturverzeichnis aufgenommen. Es werden hier lediglich im Text Band- und Seitenzahl des betreffenden Referats in der „Review of Applied Entomology" (abgekürzt = RAE) angegeben.

1. Schadauftreten an Grünland- und Futtergräsern

Im Schrifttum wird vereinzelt auf merkbare Beeinträchtigung von Wildgräsern hingewiesen. Mühle (1953): Absterben von *Lolium* infolge *Tetraneura ulmi*-Befalls; Schädigung von *Poa pratensis, Arrhenatherum elatius* und *Festuca rubra* durch *Forda*-Arten. Börner & Heinze (1957): Verdorren von *Agrostis* bei Massenbefall durch *Anoecia*. Beide Beobachtungen aus Mitteleuropa. Gillette (1918): Schwere Schäden an Wildgräsern durch *Forda olivacea* Roh. in den westlichen USA.

Bei den eigenen Untersuchungen wurde regelmäßig an folgenden Wildgräsern hoher und häufiger Befall festgestellt: *Agrostis tenuis, A. alba (Anoecia corni), Dactylis glomerata (Anoecia corni, Forda*-Arten), *Poa pratensis (Anoecia nemoralis, Forda formicaria, F. marginata), Agropyrum repens (Anoecia vagans, Tetraneura ulmi), Nardus stricta* und *Lolium perenne (Tetraneura ulmi).* Sichtbare Schädigungen, die eindeutig auf

[6] Beobachtungen aus den Nestern anderer Ameisenarten liegen für Mitteleuropa nur ganz vereinzelt vor.

[7] Auch an dieser Stelle möchte ich den Herren Dr. W. Vogel und Dr. Th. Wildbolz (Eidgenössische Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil [Zürich]), Dr. E. Horber und Dr. W. Meier (Eidgenössische Landwirtschaftliche Versuchsanstalt, Zürich-Oerlikon), Dr. H. Brandt (Bayrische Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz [München]) und Dir. Dr. F. Beran, Dr. O. Böhm und Dr. W. Faber (Bundesanstalt für Pflanzenschutz [Wien]) für die Auskünfte, die sie mir auf Grund ihrer langjährigen Erfahrungen in der Pflanzenschutzpraxis freundlicherweise gaben, bestens danken.

den Wurzellausbefall hätten zurückgeführt werden können, wurden nicht beobachtet und waren auch den oben angeführten Pflanzenschutzinstituten nicht bekannt geworden. Ein Schadauftreten von Wurzelläusen an Wildgräsern scheint folglich unter mitteleuropäischen Bedingungen nur in Ausnahmefällen vorzukommen. Bei der Beurteilung der Bedeutung des Wurzellausbefalls an Wildgräsern muß weiterhin noch berücksichtigt werden, daß sich dieser Befall in der Regel weniger gegen die in geschlossenem Verband wachsenden Futtergräser als gegen vereinzelt wachsende und daher besser zugängliche Unkrautgräser wie *Agropyrum, Hordeum murinum, Poa annua, Setaria viridis, Agrostis tenuis* usw. richtet.

2. Schadauftreten an Getreide und Zuckerrohr

a. Getreide

Zwar konnten im Untersuchungsgebiet *Anoecia*- und *Tetraneura*-Arten und verschiedene Fordinen regelmäßig vereinzelt an Getreidearten angetroffen werden, aber praktisch wurde keine Schädigung des befallenen Getreides gefunden. Diese Feststellung stimmt mit den Beobachtungen der befragten Pflanzenschutzinstitute und den Aussagen einiger Autoren (Balachowsky & Mesnil, 1935, etc.) überein, sie gilt jedoch nur für mitteleuropäische Klima- und Anbaubedingungen.

Aus den südlichen Teilen des europäischen Rußlands und aus Bulgarien liegen zahlreiche Berichte über Schadauftreten vor: Shtchegolev I. M., 1913, (RAE 1–357): Schwere Schädigung des Weizens durch *Forda (Pentaphis)* sp. auf der Krim; Kurdjumov N. G. Y., 1913, (RAE 2–171): Schadauftreten von *Anoecia, Tetraneura, Forda*-Arten und *Paracletus cimiciformis* an Getreide in der Ukraine; weitere Meldungen über Wurzellausschäden aus Bessarabien und dem Gebiet von Woronesh. Aus Bulgarien wird wiederholt *Tetraneura ulmi* als einer der wichtigsten Maisschädlinge festgestellt (Dryenski P., 1930, [RAE 23–490]) etc. Aus Italien meldet Malenotti (1924) sehr schwere Schäden an Weizen durch *Forda trivialis* Pass., während Martelli (1950) *Tetraneura ulmi* unter die wichtigeren Schadinsekten an Mais zählt. In Frankreich wurde häufig Wurzellausbefall an Getreide festgestellt (Marchal P. & Foex E., 1921, [RAE 10–265] etc.), jedoch scheinen eigentliche Schadauftreten verhältnismäßig selten zu sein (Anonymer Pflanzenschutzjahresbericht für 1925, [RAE 14–379]: Erhebliche Schäden durch *Forda-, Paracletus-* und *Anoecia*-Arten an Getreide im Loiretal). Theobald (1929) berichtet über ein vereinzeltes Schadvorkommen von *Anoecia* sp. an Weizen in England.

Außereuropäische Befallsmeldungen betreffen unter anderem: *Geoica pseudosetulosa* Theob. an jungen Maispflanzen in Somaliland (Chiaramonti, A., 1933 [RAE 22–11]); *Tetraneura ulmi* und *Forda* sp. an *Sorghum, Panicum* und *Setaria*-Arten in Indien (George, C. J., 1925 [RAE 14–139]) und *Tetraneura ulmi* an *Panicum* in Australien (Zeck, E. H., 1933 [RAE 23–91]).

Tetraneura-Arten *(Tetraneura ? ulmi)* und gelegentlich *Anoecia* sp. werden für Japan (Suenaga, H., 1937 [RAE 25–745]), die Philippinen (Otanes, F. Q. & Sison, P. L., 1941 [RAE 30–384]) und Niederländisch Indien (van Hall, C. J. J., 1920 [RAE 8–329]) als Reisschädlinge angeführt, jedoch ist ihre wirtschaftliche Bedeutung verhältnismäßig gering.

Aus Nordamerika meldet Gillette (1918) schwere Schäden an Getreide durch *Forda olivacea* Roh. (Colorado-Gebiet) und Troop, J., 1918 (RAE 8–22) berichtet über beträcht-

liche Schäden an Gerste und Roggen durch eine *Geoica*-Art (Indiana). Twinn, C. R., 1935 (RAE 24–152) stellt in Kanada (Alberta) *Forda occidentalis* Hart. an Weizenwurzeln fest.

b. Zuckerrohr

Zahlreiche Autoren erwähnen für Mittel- und Ostasien (Indien, Burma, Indonesien, Philippinen, Formosa) Befall von *Tetraneura-*, *Geoica-* und *Anoecia*-Arten an Zuckerrohr. Zwar berichtet Takahashi, R., 1927 (RAE 15–174) von schweren Schäden durch *Tetraneura*-Befall auf Formosa, jedoch scheint im allgemeinen die wirtschaftliche Bedeutung der betreffenden Aphiden als Zuckerrohrschädlinge verhältnismäßig gering zu sein. Die systematische Stellung der betreffenden *Tetraneura*-Arten (es werden *T. ulmi*, *T. javensis* Van d. G., *T. hirsuta* Baker und *T. ulmi yezoensis* Mats. erwähnt) erscheint noch nicht abgeklärt. Suenaga (1937) hält *T. ulmi yezoensis* und *T. hirsuta* mit *T. ulmi* für synonym, während Mordvilko (1923) an die Identität von *T. javensis* und *T. ulmi yezoensis* glaubt. Die von Takahashi, R., 1933 (RAE 22–312) für Formosa angegebene, rein anholozyklische *Anoecia „corni"* bedarf ebenfalls weiterer Klärung. Als gute Art darf dagegen *Geoica lucifuga* Zehntner, die auf Formosa und Java das Zuckerrohr befällt (Mordvilko, 1928 c), aufgefaßt werden.

3. Schadauftreten im Gemüse- und Hackfruchtbau und an Baumwolle

Pemphigus bursarius („Salatwurzellaus") findet sich sehr oft an den Wurzeln verschiedener Kultursorten des Salats (Kopfsalat, Endivie usw.). Bei Massenbefall kann es – namentlich in Gärtnereien – zu merkbaren Schädigungen der Salatpflanzen kommen. Diese bleiben im Wachstum deutlich zurück, manchmal entstehen sogar größere Ernteausfälle (Mills H. B., 1941, [RAE 29–537], Dir. Dr. F. Beran [Wien], briefliche Mitteilung). Andererseits muß aber betont werden, daß vielfach – so etwa im eigenen Untersuchungsgebiet – keine sichtbaren Schäden verursacht wurden und die starke Verlausung der betreffenden Salatpflanzen erst nach dem Herausnehmen bemerkt werden konnte. Nach brieflicher Auskunft von Dir. Dr. F. Beran tritt *P. bursarius* im östlichen Österreich besonders stark schädlich in den Salatkulturen solcher Gärtnereien auf, die in der Nähe pappelreicher Augebiete liegen. Die größte Schadwirkung scheint die Wurzellaus dabei vor allem in Zeiten stärkerer Trockenheit und Hitze (Frühsommer) zu erreichen.

Im eigenen Beobachtungsgebiet war dagegen der durch anholozyklisch überwinternde Exules hervorgerufene Frühjahrsbefall erheblicher als der hauptsächlich durch überfliegende Emigranten bewirkte Sommer- und Herbstbefall. Für die Ostschweiz liegen ähnliche Feststellungen durch Müller-Thurgau H., Osterwalder A. & Schneider-Orelli O., 1917, (RAE 6–367) vor.

Kennzeichnend für die Salatwurzellaus scheint ein verhältnismäßig rasches Auftreten und ein meist ebenso plötzlich erfolgendes Erlöschen des Befalls zu sein.

Über chemische Bekämpfungsmöglichkeiten liegen noch nicht genügend Untersuchungen vor. Bei Anwendung gelöster Insektizide muß beachtet werden, daß die Läuse durch ihre umfangreichen Wachsausscheidungen weitgehend vor Benetzungen geschützt sind. Es erscheint empfehlenswert, den flüssigen Insektiziden eine wachslösende Komponente beizufügen (Anley G., 1937, [RAE 25–493]). Gute Bekämpfungserfolge konnten in den Vereinigten Staaten durch Bewässerung der Salatfelder erzielt werden (Mills, 1941).

Schadauftreten der Salatwurzellaus werden aus vielen Teilen Europas und Nordamerikas gemeldet: Österreich: Beobachtungen von Dir. Dr. F. Beran (brieflich) usw.; Süddeutschland: Beobachtungen von Dr. Brandt (briefliche Mitteilung) und eigene Funde; Ostschweiz: Beobachtungen von Müller-Thurgau, Osterwalder & Schneider-Orelli (1917), von Dr. Vogel und Dr. Wildbolz (mündliche Mitteilung) usw.; Rumänien: Angaben von Knechtel W. & Manolache C., 1940, (RAE 31–227); England: Anonymer Pflanzenschutzbericht 1918 (RAE 6–508), zahlreiche Angaben von Theobald (1925) etc.; Nordamerika: Angaben von Mills (1941) etc.

Wesentlich größer ist die wirtschaftliche Bedeutung der Rübenwurzelläuse, namentlich der amerikanischen „sugar-beet root aphid", *Pemphigus betae* Doane. Diese Pemphigine besiedelt in den fundatrigenen Generationen Pappelarten *(Populus balsamifera, P. angustifolia,* Migrationstest durch Maxon, 1916), als Nebenwirte werden verschiedene Kultursorten von *Beta vulgaris* (Mangold, Zuckerrübe etc.), *Chenopodium*-Arten, Salat (Lange, 1944) und *Rumex* genannt. Die Nebenwirtsverhältnisse sind noch nicht endgültig geklärt, Lange (1939) vermutet eine biologische Formenaufspaltung. Neben holozyklischem Wirtswechsel ist auch eine anholozyklische Überwinterung möglich.

Schadauftreten der Zuckerrübenwurzellaus werden in den offiziellen jährlichen Pflanzenschutzberichten der Vereinigten Staaten und Kanadas häufig erwähnt, die Pemphigine wird zu den wichtigsten Schadinsekten des Zuckerrübenbaus in Nordamerika gerechnet. (Parker J. R., 1914, [RAE 2–251], Cooley R. A., 1914, [RAE 2–536], Twinn C. R., 1944, [RAE 33–144] etc.). Sie kann Ernteausfälle bis zu 40 % und mehr verursachen und den Zuckergehalt der befallenen Rüben um 1 % senken.

Ökologische Untersuchungen von Parker (1915) und Maxson, A. C., 1918 (RAE 6–310) ergaben, daß die Nähe des Hauptwirts *(Populus),* die örtlichen Windverhältnisse und vor allem der Grad der Bodenfeuchtigkeit die Populationsdichte der Laus beeinflussen. Eine ausgiebige Bewässerung der Rübenfelder vermag nicht nur die vorhandene Lauspopulation niedrig zu halten, sondern erschwert auch die Neuzuwanderung vom Hauptwirt her, dieses Verfahren erwies sich als wirkungsvolle ökologische Bekämpfungsmethode (Cooley, R. A., 1918 [RAE 7–140] etc.). Mit chemischen Mitteln wurden keine zufriedenstellenden Wirkungen erzielt (Lange, 1944).

Boerner (1952) und später Sedlag (1953) stellten in Mitteldeutschland an Futterrüben *(Beta)* Massenbefall durch eine Wurzellaus fest, die Boerner mit dem von Koch von *Chenopodium* beschriebenen *Pemphigus fuscicornis* für identisch hält. Die Populationen bildeten im Herbst sexupare Geflügelte aus, ein Teil der Tiere vermochte aber anscheinend auch anholozyklisch zu überwintern. Ein weiteres Studium dieser Form wäre sehr erwünscht.

Nach Jones & Gillette (1918) tritt *Pemphigus populi-transversus* Ril. (Hauptwirt *Populus monilifera, deltoides* etc.) in den Vereinigten Staaten gelegentlich an den Wurzeln verschiedener Kohlsorten *(Brassica oleracea)* schädigend auf.

Boerner & Heinze (1957) geben für Mitteleuropa gelegentliche Schadvorkommen von *Pemphigus dauci* Goureau (= *P. phenax* Boerner & Blunk) an jungen Karotten an.

Unter den Fordinen kann *Smynthurodes betae* (in der Literatur meist unter dem Namen *Trifidaphis phaseoli*) als „Bohnenwurzellaus", „cotton-root aphid" usw. erhebliche wirtschaftliche Bedeutung gewinnen. Bei den eigenen Untersuchungen konnte diese polyphage Wurzellaus stets nur im Stadium des „eisernen Bestandes" angetroffen werden. Dagegen beobachtete Dr. Brandt (briefliche Mitteilung) in Oberbayern Massenbefall an

Buschbohnen. Die betroffenen Pflanzen blieben klein und kümmerlich im Trieb, die Blätter verfärbten sich gelblich, es wurden keine Hülsen angesetzt. Etwa 20 % der Bohnenpflanzen blieben infolge des Wurzellausbefalls ohne Ertrag. Vereinzelte Fälle deutlichen Schadauftretens an Bohnen konnten Dr. Vogel und Dr. Wildbolz (mündliche Mitteilung) für das ostschweizerische Gebiet feststellen. Weitere Schadmeldungen liegen vor für Frankreich (Balachowski & Mesnil, 1935, und Gaumont L., 1923, [RAE 12–64]), England (Theobald, 1925 etc.), Rußland (Mordvilko, 1929), Nordamerika, Chile (Olalquiaga Fauré G., 1953, [RAE 42–30]), Brasilien (Moreira C., 1925, [RAE 13–617]) etc. Neben Bohnen, die besonders unter dem Befall zu leiden haben, werden auch Kartoffeln, Tomaten, Kohl und andere Gemüsearten angegriffen. An Kürbispflanzen verursachte die Wurzellaus in den USA (Utah) Wuchsverkümmerungen und hohe Ernteausfälle (Knowlton G. F., 1945, [RAE 35–125]). Cutright (1933) stellte im oberen Ohio-Gebiet Schadbefall an Möhren fest: Schon bei schwachem Besatz entstehen Verformungen an den Rüben, bei stärkerem Befall werden starkverzweigte, faserartige Wurzeln ausgebildet.

Von wirtschaftlicher Bedeutung können die durch *Sm. betae* an Baumwolle („cotton-root aphid") verursachten Schäden sein. So zählt nach Bondy F. F. & Rainwater C. F., 1939 (RAE 28–649) diese Wurzellaus im amerikanischen Baumwollanbaugebiet in Süd-Carolina zu den gefährlichsten Baumwollaphiden. Ihre Bekämpfung ist schwierig, nicht zuletzt deshalb, weil sie sich auch gegen die die Wurzelläuse hegenden Ameisen richten muß. Gefährdet sind vor allem junge Baumwollpflanzen, die bei starkem Besatz absterben. Hoher Befall hat Kümmern und Zwergwuchs zur Folge (Rainwater C., 1935, [RAE 24–25]). Weiterer Schadbefall von *Sm. betae* an Baumwolle wird aus der Krim und Transkaukasien (Rekach V. N., 1938, [RAE 27–215] etc.), Westturkestan (Plotnikov V. I., 1928, [RAE 16 bis 430]), Korea (Shinji O., 1936, [RAE 24–700]) und Uganda (Hancock G. L. R., 1926, [RAE 14–554]) gemeldet. Als Gegenmaßnahme empfiehlt Mordvilko (1929 c), den Grundwasserspiegel der befallenen Felder etwas zu senken, da hohe Bodenfeuchtigkeit die Entwicklung von *Sm. betae* begünstigen soll.

4. Sonstige Schadauftreten

Die in ihrer systematischen Stellung noch nicht klargestellte Primelwurzellaus („auricula root aphid"), *Pemphigus auriculae* Murray, verursachte in England in Gärtnereien gelegentlich beträchtliche Schäden an eingetopften Primeln (Laing, F., 1926 [RAE 14–594], Anley, G., 1937 [RAE 25–493]).

Aus den Niederlanden wurde wiederholt Schadauftreten einer *Pemphigus*-Art an Kümmel (van Poeteren, N., 1935 [RAE 23–717]) gemeldet. Möglicherweise handelt es sich hier um die von Boerner (1952) als *Pemphigus passeki* beschriebene Aphide, bei der eine weitere systematische Abklärung erwünscht wäre.

In den Vereinigten Staaten tritt gelegentlich *Smynthurodes betae* als Schadinsekt in Tabakkulturen auf (Morrill jr., A. W., 1942 [RAE 30–526]). Die Art besitzt hier nur geringe Bedeutung.

Wichtig wurden Wurzellausschäden an den in der Sowjetunion (Ukraine, Gebiet von Kursk usw.) zur Kautschukgewinnung angebauten *Scorzonera-* und *Taraxacum*-Arten *(Sc. tau-saghyz, T. kok-saghyz* und *T. megalorhizon).* Hier kann *Smynthurodes betae* durch Abtöten der distalen Wur-

zelteile jüngere Pflanzen zum Absterben bringen (Emel Yanova N. A., 1935, [RAE 24–710]), Ghilarov M. S., 1937, [RAE 26–106]). Angeblich soll auch *Paracletus cimiciformis* die Wurzeln dieser Kautschukpflanzen befallen (bis zu einer Tiefe von 35 cm) und schädigen, jedoch dürfte Verwechslung mit einer *Trama*-Art vorliegen. Die beiden an *Scorzonera* und *Taraxacum* schädlichen Aphidenarten werden durch ihre enge Vergesellschaftung mit Ameisen (*Lasius alienus* usw.) sehr gefördert.

5. Bedeutung der Hauptwirtgenerationen

Die an Ulme, Pappel und Pistacie hervorgebrachten auffälligen Gallbildungen werden manchmal in so großer Zahl angetroffen, daß die befallenen Bäume verunstaltet erscheinen. Eine wirtschaftliche Bedeutung kommt jedoch selbst diesem hohen Besatz in der Regel nicht zu. In der Literatur wird lediglich für die USA einmal eine Entblätterung von als „shade tree" gebrauchten *Populus*-Arten infolge starken *Pemphigus*-Befalls (*P. populicaulis* Fitch, *P. populi-transversus* Ril). erwähnt. Es waren hier offenbar die honigtauenthaltenden Blattstielgallen von Eichhörnchen angenagt worden (Ruggles, A. G., 1921 [RAE 9–461]).

Wirtschaftliche Verwendung fanden verschiedene Fordinengallen, so vor allem die an *Rhus semialata* von der ostasiatischen Fordine *Schlechtendalia chinensis* Bell. erzeugten Gallbildungen in China zur Herstellung von Tinte, zum Färben, zum Gerben und in der Volksmedizin (in der chinesischen medizinischen Literatur bereits im 16. Jahrhundert erwähnt). Baker (1917) berichtet, daß die unter der Bezeichnung „chinese gall" auf den Markt kommenden, von *Schlechtendalia chinensis* an Sumach erzeugten Gallen langehin für China ein wichtiger Handelsartikel gewesen sind. In England spielte die „chinese gall" eine wichtige Rolle beim Färben von Sealskin.

6. Übertragung pflanzlicher Virosen

Zur Erörterung der Frage, wie weit die behandelten Wurzelaphiden als Virusüberträger wichtig werden können, liegt erst sehr spärliches Untersuchungsmaterial vor. Da jedoch in der modernen Blattlauskunde das Problem der Virusübertragung immer mehr in den Vordergrund rückt, werden im folgenden die gefundenen Literaturangaben kurz zusammengestellt:

Drake, C. J., Tate, H. D. & Harris, H. M., 1933 (zit. nach Heinze, 1951) wiesen nach, daß – neben zahlreichen anderen Aphidenarten - auch *Anoecia* sp. die Streifenkrankheit der Zwiebel („yellow dwarf of onion") übertragen kann. Thompson, R. C., Doolittle, S. P. & Smith, F. F., 1944 (RAE 33-39) vermuten, daß *Pemphigus bursarius* die viröse Nervenverdickung des Salats („big vein virus of lettuce") zu übertragen vermag, ein experimenteller Beweis wurde jedoch nicht erbracht. Kassanis, B., 1947 (RAE 37–233) stellte für die gleiche Art fest, daß die Vergilbungskrankheit des Löwenzahns („dandelion yellow mosaic") nicht übertragen werden kann. Sedlag (1953) gelang der Nachweis, daß die Rübenwurzellaus, *Pemphigus fuscicornis*, ein Vektor der Mosaikkrankheit der Rübe („beet mosaic") sei, ebenfalls nicht. Bennett, C. W. & Wallace, H. E., 1938 (RAE 26–445) fanden, daß *Pemphigus betae* Doane das „curly top virus" der Zukkerrübe beim Saugen zwar aufnehmen kann, aber zur Übertragung nicht fähig ist. Ebenso stellen Severin, H. H. P. & Drake, R. M., 1948 (RAE 39–500) fest, daß *P. betae* hinsichtlich der Mosaikkrankheit der Zuckerrübe („sugar-beet mosaic") keine Vektoreigenschaften besitzt.

Die angeführten, meist ungesicherten oder negativen Befunde machen es wahrscheinlich, daß den behandelten Blattlausgruppen keine größere Bedeutung als Virosenüberträger zukommt, wenngleich auch gesicherte Angaben hierüber erst möglich sein werden, wenn weitere Untersuchungen vorliegen. In diesem Zusammenhang muß auch der Umstand erwähnt werden,

daß die behandelten Gruppen, insbesondere die Fordinen, allgemein zum Abbau der in erster Linie als Virusvektor bedeutungsvollen geflügelten Stadien neigen.

7. Schlußbemerkungen

Die oben gegebene Übersicht zeigt, daß die *Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini* und *Fordinae* unter mitteleuropäischen Bedingungen nur einige wenige Gelegenheitsschädlinge stellen (Salatwurzellaus, Bohnenwurzellaus), daß sie aber, bei Berücksichtigung des Gesamtverbreitungsgebietes, nicht nur einen mannigfaltigen Kreis von Kulturpflanzen befallen, sondern auch gegenüber manchen Wirtspflanzen zu wirtschaftlich wichtigen Schadinsekten werden können. Die umfangreiche Wirtsliste und das weite Verbreitungsgebiet vieler Gattungen und Arten – manche Formen *(Pemphigus bursarius, Tetraneura ulmi, Smynthurodes betae)* kann man nahezu als Kosmopoliten ansprechen – lassen eine große biologisch-ökologische Valenz der Gruppen erkennen. Die weite Verbreitung bringt es mit sich, daß ein und dieselbe Art in einem Gebiet indifferent oder höchstens potentiell schädlich ist, während sie unter anderen ökologischen Bedingungen als ernst zu nehmender Schädling auftreten kann. So sind etwa *Anoecia, Tetraneura* und verschiedene Fordinen im atlantisch beeinflußten, mittel- und westeuropäischen Klimabereich als Getreidewurzelläuse praktisch bedeutungslos, während sie unter ponto-mediterran oder kontinental bestimmten Klima- und Anbaubedingungen gelegentlich beträchtliche Schäden verursachen.

Von verschiedenen Autoren wird übereinstimmend festgestellt, daß eine Bekämpfung der behandelten Wurzellausgruppen auf große Schwierigkeiten stößt. Hierfür sind mehrere Umstände verantwortlich zu machen:

a. Die unterirdische Lebensweise bietet den betreffenden Aphiden nicht nur einen gewissen Schutz gegen extreme Klimaeinflüsse, Räuber und Parasiten, sie erschwert auch großflächige chemische Bekämpfungsmaßnahmen. Die bei manchen Arten ausgebildete, feuchtigkeitsabweisende Wachshülle kann diese Schutzwirkung noch verstärken. Im Gegensatz zu chemischen Bekämpfungsverfahren konnten in einigen Fällen durch ökologische Gegenmaßnahmen (Bewässerung usw.) gute Erfolge erzielt werden.
b. Eine Reihe von Arten kann von zwei ganz verschiedenen Infektionsquellen her die Wirtspflanze angreifen (Überflug vom Hauptwirt, Überwandern von benachbarten Nebenwirten, auf denen die Population anholozyklisch überwintert). Dieser doppelte Infektionsweg bereitet gerade bei der Bekämpfung der amerikanischen Zuckerrübenwurzellaus (Parker, 1915 etc.), der Salatwurzellaus (Müller-Thurgau, Osterwalder & Schneider-Orelli, 1917) und der Ulmenblasenlaus *(Tetraneura ulmi)* erhebliche Schwierigkeiten. Eine einseitige Entfernung der Hauptwirte (etwa *Ulmus campestris* bei *T. ulmi;* vergl. Marchal, 1933) könnte im günstigsten Fall den Zuzug überwandernder Emigranten erschweren; diese Maßnahme, die von verschiedenen Autoren vorgeschlagen wurde, kann aber nicht das Zuwandern von Exules verhindern, die, zumindest bei den Gattungen *Anoecia, Tetraneura, Pemphigus, Forda, Ge-*

oica, Smynthurodes praktisch überall und, im Gegensatz zu anderen Aphidengruppen, auch zu jedem Zeitpunkt gegenwärtig sind. Einige der untersuchten Arten besitzen ferner eine bemerkenswerte Fähigkeit, nach dem Ausfall des geschädigten Wirts an benachbarten Unkräutern usw. weiter zu existieren. Eindrucksvoll waren in dieser Hinsicht eigene Beobachtungen über das Abwandern von *Anoecia vagans* nach dem Getreideschnitt (Gerste) auf Ackerunkrautgräser, vor allem auf *Agropyrum repens.* Ähnliche Ausweichmöglichkeiten bestehen beispielsweise für die Garten- und Schuttunkrautgesellschaften bevorzugende Salatwurzellaus (Abwandern von *Pemphigus bursarius* von Salat auf im gleichen Biotop wachsende Arten von *Sonchus, Anthemis, Lampsana, Taraxacum* usw.).

Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Pemphigus betae* (Lange jr. W. H., 1944, [RAE 33–38]), *Smynthurodes betae* (Emel' Yanova N. A., 1935, [RAE 24–710], Mordvilko, 1929) und weiteren Fordinen (Marchal P. & Foex E., 1921, [RAE 10–265] usw.) vor.

c. Manche *Anoecia-* und *Tetraneura-*Arten und nahezu alle Fordinen erfahren durch das Trophobioseverhältnis mit Ameisen eine besondere Förderung (Transport, Anlage unterirdischer Galerien, Freilegung von Wurzeln und Stengelgrund, Überwinterung in Ameisenbauten unter kleinklimatisch günstigen Bedingungen usw.). Die von den einzelnen Autoren veröffentlichten Beobachtungen (Cutright, 1925, Krishna Ayyar P. N., 1935, [RAE 24–113]; Ghilarov M. S., 1937, [RAE 26–106]; Knowlton G. F., 1945, [RAE 35–125] usw.) stimmen hierin mit den eigenen Untersuchungsergebnissen weitgehend überein. Eine Folge dieser Trophobiosebeziehungen ist, daß gegen die betreffenden Aphiden gerichtete Bekämpfungsversuche auch ein Vorgehen gegen die mit den Wurzelläusen vergesellschafteten Ameisenarten einbeziehen müssen (Malenotti, 1924; Bondy F. F. & Rainwater C. F., 1939, [RAE 28–649] usw.)

Zusammenfassend darf festgestellt werden, daß die einigen der behandelten Wurzellausarten zukommende wirtschaftliche Bedeutung weitgehend von den biologisch-ökologischen Eigenarten der betreffenden Gruppen her bestimmt ist.

V. Systematische und phylogenetische Erörterungen

Im Hauptabschnitt der Arbeit wurde die Frage nach der Systematik und Phylogenie der behandelten Gruppen festgestellt. Der Schlußabschnitt versucht, durch Zusammenfassung einzelner Ergebnisse einen Beitrag zur Klärung der sich ergebenden allgemeinen Probleme der Taxonomie und Evolution bei Aphiden zu leisten.

A. Zur Methodik der Artabgrenzung

Für die bei den behandelten Formen auftretenden Schwierigkeiten in der Artabgrenzung sind vor allem drei Erscheinungen verantwortlich zu machen: 1. Die mit der stark verbreiteten Anholozyklie verbundene, lang andauernde oder vollständige parthenogenetische Fortpflanzung. (Vergl.

hierzu EASTOP, 1953.) DOBZHANSKY (1951) führt aus, daß bei Organismen ohne geschlechtliche Fortpflanzung eine „Art" eine grundsätzlich andere Kategorie (= „agamospecies") darstellt als bei denjenigen Gruppen, die potentielle Fortpflanzungsgemeinschaften bilden. 2. Die teilweise sehr große phaenotypische Variabilität, die – im Verein mit dem Formenwandel in der Generationsabfolge – sehr oft genotypische Unterschiede vortäuscht. Als Beispiel sei hier die diagnostisch gebrauchte Borstengestalt bei *Geoica* (ROBERTI, 1939) und die von BOERNER (1952) zur Artgruppierung bei *Forda* benützte larvale Antennenborstenlänge erwähnt; beide Merkmale zeigen eine starke, saison-bestimmte Variabilität. 3. Der Umstand, daß in manchen Fällen nur einzelne, oft weitgehend oder völlig ausfallende Glieder der Generationenfolge Träger diagnostischer Merkmale sind (Geflügelte bei den *Pemphigus bursarius*-ähnlichen Formen und bei *Forda marginata* und *F. sensoriata).*

Selbst nach Abklärung von Generationsverhältnis, Polymorphismus, Variationsbreite und Wirtsbindung bleibt die Einstufung bestimmter Populationsgruppen noch eine systematische Streitfrage, da die Abgrenzung nach der jeweils herrschenden Artauffassung erfolgt. Im wesentlichen stehen sich hier zwei Ansichten gegenüber: Eine Arbeitsrichtung gliedert die Populationen nach morphologischen Grundsätzen, sie stellt gelegentlich biologisch uneinheitliche Arten („Großarten" im Sinne BOERNERS) auf. Im Gegensatz dazu erklärt die andere Richtung die „biologischen Einheiten" als Träger der Art, sie nimmt unter Umständen auch morphologisch nicht mehr definierbare Arten („Kleinarten" im Sinne BOERNERS) in Kauf.

BOERNER (1952) erörtert in der Einleitung zu seinem großen Katalogwerk den von ihm benutzten Begriff der „Kleinart". Dieser Begriff ermöglicht auch innerhalb morphologisch nicht mehr trennbarer Gruppen eine artliche Gliederung nach Generationsverhältnis und Wirtsbindung. BOERNER (1952), S. 13: „Wenn der Museologe mit den Hilfsmitteln seiner vergleichenden Morphologie am Ende seiner Differenzierungskunst angelangt ist, beginnt für den Biologen die Aufgabe der Prüfung des museologischen Ergebnisses auf biologische Bewährung. ... Muß der Biologe die museologische Art unterteilen, so liegt die Entscheidung bei ihm." Als Argument für die Kleinart wird angeführt, daß sie allein „Träger des Lebens" sei, daß nur sie der Erbforschung die gesicherten Grundlagen geben und dem Pflanzenschutz die Wege zu rationellen Bekämpfungsmethoden öffnen könne.

Der hier skizzierte Standpunkt entspricht den von der modernen Systematik erhobenen Forderungen (Vergl. DOBZHANSKY, 1951). Da der vorliegenden Arbeit das in BOERNERS Katalog wiedergegebene System zugrunde liegt, wurde zunächst versucht, bei der Artabgrenzung nach den von BOERNER geforderten Richtlinien vorzugehen. Jedoch erwies sich dieser Weg bei den behandelten Gruppen in vielen Fällen als ungangbar:

1. Die theoretisch berechtigte Forderung, einer Art „biologische" statt morphologische Einheiten zugrunde zu legen, setzt eine anwendbare Definition dieser „biologischen Einheiten" voraus. Das von der modernen Systematik gebrauchte Kriterium der potentiellen Fortpflanzungsgemeinschaft ("Mendelian population") versagt dort, wo anholozyklische Populationen untersucht werden, denn jedes einzelne Individuum einer solchen, sich nur noch parthenogenetisch vermehrenden Form steht hinsichtlich seiner Fortpflanzung auch potentiell mit anderen Individuen in keinem Zusammenhang mehr. Der Hinweis, daß sich alle diese Formen von amphimiktischen Populationen ableiten lassen, hilft aus dieser methodischen Schwierigkeit nicht heraus, da theoretisch nicht entschieden werden kann, wo und wann die Grenze zwischen amphimiktischer und parthenogenetischer Form gezo-

gen werden muß, und da praktisch die genealogischen Beziehungen nur mittelbar, nämlich unter Anwendung vergleichend morphologischer Methoden erschlossen werden können. Und sobald solche anholozyklischen Formen mit den zugeordneten holozyklischen Stammformen als Art zusammengefaßt werden, ist das Prinzip der „biologischen Einheit" verletzt.

2. Da das Kriterium der natürlichen Fortpflanzungsgemeinschaft bei einem Großteil der behandelten Formen versagt, wird das Wirtsverhältnis zur Kennzeichnung der „biologischen Einheiten" zu Hilfe gezogen. Diesem Verfahren liegt die These zugrunde, daß die reiz- und ernährungsphysiologisch bedingte Wirtsspezifität für die Artabgrenzung eine zuverlässigere Grundlage bilde als die oft stark variierenden morphologischen Verhältnisse.

Dem ist aber gegenüber zu halten, daß auch die Beziehung zum Wirt einer gewissen phaenotypischen Variabilität unterliegen kann.

Besonders eingehend sind diese Erscheinungen bei parasitischen entomophagen Insekten studiert worden. Eine nicht selektiv bedingte, rein phaenotypische Änderung („conditioning", „host selection principle") einer Population konnte hier in einer ganzen Reihe von Fällen experimentell hervorgerufen werden (vgl. Allen, 1954). Für phytophage Insekten bringt Friedrichs (1930) und später Hering (1952) eine Anzahl von Beispielen. Weitere Fälle dieser Art sind aus der Praxis der angewandten Entomologie bekannt (Übergang von *Pyrausta nubilalis* von *Artemisia* auf Mais, Schadauftreten der *Dreyfusia piceae* auf *Abies balsamea* in Nordamerika usw.).

Ein bemerkenswertes Beispiel dieser Art teilte mir Hille Ris Lambers (brieflich) liebenswürdigerweise mit: Die Aphide *Amphorophora rubi* Kaltenbach lebt an *Rubus*. Sie ließ sich in von verschiedenen englischen Forschern planmäßig durchgeführten Versuchen nicht auf *Fragaria* übertragen. 1952 wurde durch Zufall der „spontane" Übergang einer Population von *Rubus* auf *Fragaria* beobachtet, wobei die Tiere morphologische Züge der seit ihrer 1905 durch Theobald erfolgten Beschreibung nicht wieder angetroffenen *A. fragariella* annahmen. Die russischen Forscher G. V. Samochvalova und E. Samojlowitsch stellten bei virginogen polyphagen Aphiden im Verlauf der Sommergeneration eine Bevorzugung bestimmter Wirtspflanzen, die sich auch bei den Nachkommen erhielt, fest. Dabei wurden auch Veränderungen in der morphologischen Ausprägung beobachtet (zit. nach Boerner und Heinze [1957]).

Bei eigenen Übertragungsversuchen konnten aus Populationen von *Toxopterina taraxicola* Boerner (Boerner [1952], Wirt: *Taraxacum*) vereinzelte Tiere auch erfolgreich an *Leontodon* (Wirtspflanze der Nachbarart *Toxopterina leontodontis* Boerner) weitergezogen werden. Dasselbe wurde für *Trama centaurea* Boerner (Wirt: *Centaurea*) festgestellt. Einzelne Tiere konnten an *Achillea* (Wirtspflanze der benachbarten *Trama pubenscens* Koch) gehalten werden.

Diese Beobachtungen und die Übertragungsversuche, bei denen es gelang, einzelne Vertreter einer genotypisch einheitlichen Population (clon) an außerhalb des normalerweise befallenen Wirtskreises liegenden Pflanzen anzusiedeln, erweckten ein gewisses Mißtrauen gegenüber einer auf Grund der Wirtsverhältnisse erfolgenden Artabgrenzung. Eine rein auf Grund der Wirtsverhältnisse erfolgenden Artabgrenzung erscheint vor allem deshalb bedenklich, weil Art und Umfang der ernährungsphysiologischen Variabilität noch sehr wenig überschaut werden können, während ein Überblick über die morphologischen Abänderungsmöglichkeiten durch entsprechende Reihenuntersuchungen (vergl. Wagner, 1955) jederzeit gewonnen werden kann.

3. Wenn bei den eigenen Untersuchungen die Artabgrenzung nach den kleinsten jeweils feststellbaren „biologischen Einheiten" (= konstante Wirtsspezifität) erfolgt wäre, so hätten eine Reihe neuer Arten aufgestellt werden müssen, während andererseits von fremden Autoren beschriebene Arten trotz intensiver Nachsuche nicht wieder aufgefunden worden wären. (So hätte zum Beispiel die im Erlanger Gebiet häufige *Anoecia nemoralis* (an *Poa pratensis*) in diesem Fall trotz vollständiger morphologischer Übereinstimmung nicht mit BOERNERS *Anoecia nemoralis* (von *Poa nemoralis*) gleichgesetzt werden dürfen, da die Populationen des Untersuchungsgebietes unter Freilandverhältnissen *Poa nemoralis* nicht befielen). Die Folge eines solchen Vorgehens wäre, daß in einigen Gruppen (etwa im Bereich der *Pemphigus bursarius*-ähnlichen Formen) eine unbegrenzte Zahl von zwar ephemeren und singulären, aber immerhin „biologischen Einheiten" im engsten Sinne bildenden Populationen in den Artrang erhoben werden könnte. Eine solche Maßnahme würde die Taxonomie, die ja nicht zuletzt auch ein Verständigungsmittel sein soll, ad absurdum führen.

Es mußte daher bei den eigenen Untersuchungen auf die herkömmliche Artabgrenzung mit Hilfe morphologischer Merkmale zurückgegriffen werden, wobei versucht wurde, im Sinne von WAGNER (1955) die einzelnen morphologischen Variationsmöglichkeiten (Teil I, S. 190) so weit als möglich zu berücksichtigen. In der Tatsache, daß die auf Grund kontinuierlicher morphologischer Verhältnisse abgegrenzten Gruppen im großen Ganzen auch übereinstimmende ökologische und ernährungsphysiologische Züge aufweisen, wird eine Berechtigung der getroffenen Artabgrenzung gesehen[8]. Die auf diese Weise gewonnenen „Arten" sind in biologischer Hinsicht vielfach uneinheitlich und insofern anfechtbar. Es konnte aber keine andere Abgrenzungsmöglichkeit gefunden werden, die – folgerichtig eingehalten – eine befriedigende Bestimmbarkeit gewährleistet hätte.

B. Zur Frage der „virginogenen Formentrennung

Die bei den bearbeiteten Gruppen auftretende anholozyklische Lebensweise stellt nicht nur ein taxonomisches, sondern auch ein biologisch-phylogenetisches Problem dar. Folgt man den Erkenntnissen der modernen Vererbungslehre (DOBZHANSKY, 1951), so müssen für die Evolution einer parthenogenetischen Organismengruppe folgende genetischen Auswirkungen gefordert werden:

1. Die einzelnen Linien stellen jeweils geschlossene, von den Nachbarlinien isolierte genotypische Systeme dar. Der mit der Amphimixis verbundene Genaustausch, der mutative Neuerwerbungen dem Erbstock („gene pool") der Gesamtpopulation zugute kommen lassen kann und damit gleichzeitig der Aufsplitterung der Gruppe entgegenwirkt, fällt weg.

2. Es tritt eine extreme Verarmung der genetischen Konstitution ein. Ein genetischer Polymorphismus, dem von der modernen Vererbungslehre (DOBZHANSKY, 1951) hinsichtlich der Aufrechterhaltung einer „evolutionären Pla-

[8] Neuere Untersuchungen (EICHHORN, 1958) sind bei Benützung papierchromatographischer Methoden zur Abklärung aphidologisch systematischer Fragen zu überraschenden Ergebnissen gelangt. Es ist zu hoffen, daß bei den untersuchten Gruppen gelegentlich eine papierchromatographische Überprüfung möglich wird.

stizität" und Anpassungsfähigkeit eine sehr große Bedeutung zugemessen wird, liegt bei den genetisch isolierten Linien nicht vor.

3. Das bedeutet, daß vollständig parthenogenetische Formen, denen der kollektive „gene pool" fehlt, theoretisch weder die Kontinuität und Geschlossenheit noch die potentielle Veränderungs- und Anpassungsfähigkeit amphimiktischer Formen besitzen können.

Einen guten Beleg für diese von der theoretischen Systematik bei Wegfall der Amphimixis geforderten Aufsplitterung konnte Osche (1952) mit seiner phylogenetischen Bearbeitung der Nematodengattung *Rhabditis* bringen („Formenstau" im Gefolge hermaphroditischer und parthenogenetischer Fortpflanzung).

Die von Eastop (1953) beim Studium der parthenogenetischen Aphidengruppe der *Tramini* angetroffenen Verhältnisse (scharfe Artabgrenzung nicht mehr möglich) stimmen ebenfalls gut mit den theoretischen Forderungen überein.

Shull (1932) konnte durch 5jährige Zuchten reiner Linien von *Macrosiphum solanifolii* nicht nur die morphologische und physiologische Uneinheitlichkeit der betreffenden Klone nachweisen, er brachte gleichzeitig mit der Feststellung, daß die Klone in der Gegend, in der sie gesammelt wurden, die größte Vitalität aufwiesen und daß sie bei Überbringung in ein anderes Gebiet nur mit Schwierigkeit gezüchtet werden konnten, ein schönes Beispiel für die theoretisch zu fordernde enge ökologische Spezialisation solcher parthenogenetischen Populationen.

Das Fehlen eines genetischen Polymorphismus in reinen, parthenogenetisch gezüchteten Linien von *Rhopalosiphum padi* konnte Ewing, 1916 (zit. nach Bodenheimer & Swirski, 1957) veranschaulichen: Selektionen, die hier in einer sehr großen Zahl (44) aufeinander folgender Generationen nach verschiedenen Merkmalen hin durchgeführt wurden, konnten auch nicht die geringste Änderung der betreffenden Mittelwerte erzielen.

Von den untersuchten Arten sind in diesem Zusammenhang vor allem die *Fordinae* aufschlußreich, da deren Vertreter im Beobachtungsgebiet infolge Wegfalls des Hauptwirts zu einer rein parthenogenetischen Fortpflanzungsweise gezwungen sind. Die unübersichtlichen systematischen Verhältnisse dieser Unterfamilie – es liegen relativ viele Beschreibungen anholozyklischer „Arten" vor, denen wesentlich weniger holozyklische „Arten" gegenüberstehen – wurden als Ergebnis einer „virginogenen Formentrennung" (Boerner, 1952) aufgefaßt. Folgerichtig hat Boerner in seinem Katalog (1952) die mitteleuropäischen „Anholozykliker" als selbständige, von den holozyklischen Stammformen getrennte Arten betrachtet.

Die vorliegende Untersuchung der mitteleuropäischen Fordinen zeigte, daß für die hier herrschenden verwirrenden systematischen Verhältnisse weitgehend ein jahreszeitlicher Polymorphismus *(Forda formicaria, F. marginata, Geoica utricularia, G. setulosa, Paracletus cimiciformis)* verantwortlich ist. Ferner scheint manchen alten Artbeschreibungen nur ungenügendes Material zugrunde gelegen zu haben, da die Untersuchung einer größeren Zahl von Populationen oft gleitende Übergänge zwischen einzelnen, artlich für selbständig gehaltenen Formen ergab (Vergl. *Forda marginata*).

Mit dem Vorbehalt, daß den eigenen Untersuchungen die – anfechtbare – Arbeitsweise der morphologischen Artabgrenzung zugrunde gelegt werden mußte, kann festgestellt werden, daß bei den behandelten Fordinen die „virginogene Formentrennung" nicht bis zur Bildung neuer Arten fortgeschritten ist. Da die Variationsbreite des untersuchten Materials praktisch alle aus dem Areal der anholozyklischen Formen beschriebenen „Arten" mit einschließt, gewinnt diese Feststellung für alle bisher bekannten mitteleuropäischen Fordinen Gültigkeit. Es stimmen von 10 bearbeiteten Fordinenarten 8 noch soweit morphologisch mit der jeweiligen Stammform überein, daß eine spezifische Absonderung nicht gerechtfertigt

erscheint. Von den beiden parazyklischen Arten, die keiner holozyklischen Form zugeordnet werden konnten, steht *Forda skorkini* recht isoliert, eine Ableitung von einer der bekannten holozyklischen Formen bereitet Schwierigkeiten. *Forda dactylidis* kann möglicherweise als Ergebnis einer Artneubildung aufgefaßt werden, diese wäre aber dann nicht durch virginogene Formentrennung, sondern durch eine gekoppelte ernährungsphysiologische und morphologische Spezialisierung zustande gekommen. (Vgl. S. 39.) Eine Aussage darüber, wie weit durch die andauernde Parazyklie der Saisonpolymorphismus und der Variationsbereich beeinflußt wurde, ist noch nicht möglich. Die vorliegenden Literaturangaben weisen auf eine auch bei den holozyklischen Formen vorhandene Polymorphie hin.

Eine „biologische Formentrennung" liegt insofern vor, als die anholozyklischen Populationen zu einem weitgehenden Abbau der Geflügelten, zum Ersatz der Sexuparen durch virginopare Geflügelte und zur fast völligen Unterdrückung der Sexuales gelangt sind. Andererseits zeigen sie im Zeitpunkt, zu dem die geflügelten Tiere ausgebildet werden, noch Anklänge an den Jahresrhythmus der holozyklischen Formen. Für den im Gefolge einer derartigen biologischen Formentrennung auftretenden Rückgang in der Geflügeltenerzeugung und für den Ersatz sexuparer (bzw. gynoparer) Geflügelter durch virginopare Geflügelte liegen auch bei anderen Aphidengruppen Beobachtungen vor.

So wurden verschiedentlich im Herbst an *Populus* neben sexuparen Geflügelten von *Thecabius affinis* auch virginopare Geflügelte angetroffen (Teil II, S. 557). Marchal (1913) stellte fest, daß bei der westlichen, anholozyklischen Rasse von *Pineus strobi,* deren Alter auf mehrere 100 Jahre geschätzt wird, die Geflügeltenproduktion zwar noch etwa so hoch wie bei der holozyklischen Rasse ist, daß aber statt der Sexuparen größtenteils Virginopare auftreten. Bei *Dreyfusia nüsslini,* die erst in jüngerer Zeit nach Mittel- und Westeuropa verschleppt wurde und deren anholozyklische Lebensweise daher von einer relativ kurzen Dauer ist, kommen sexupare Geflügelte noch vor, während die schon wesentlich länger in Mittel- und Westeuropa anholozyklisch lebende *Dreyfusia piceae* nur noch virginopare Geflügelte ausbildet. Waldhauer (1953) und F. P. Müller (1954) geben an, daß bei der anholozyklischen Rasse von *Myzodes persicae* bedeutend weniger Geflügelte entstehen als bei der holozyklischen Rasse. F. P. Müller (1954) fand, daß bei dieser Art schon eine einmalige anholozyklische Überwinterung ausreicht, um die Ausbildung der Sexualformen praktisch zum Erlöschen zu bringen. Bonnemaison (1951) beobachtete nach 3jähriger anholozyklischer Fortpflanzung von *Myzodes persicae* einen völligen Ersatz der gynoparen und männlichen Geflügelten durch virginopare Geflügelte. Demgegenüber konnte Martini (1957) bei der anholozyklischen Form von *Rhopalosiphoninus tulipaellus* Theob. noch das Auftreten einzelner oviparer Weibchen nachweisen, während Schneider-Orelli (1916) und andere Autoren bei der europäischen Form der Blutlaus, *Eriosoma lanigerum,* noch nach 150jähriger rein anholozyklischer Lebensweise die gelegentliche Ausbildung von Sexuparen und Sexuales beobachteten.

C. Artbildung durch ernährungsphysiologische und ökologische Spezialisierung

Boerner (1939, 1952) vertritt den Standpunkt, daß die gegenwärtige Wirtsbindung einer parasitisch lebenden Art nur als Ergebnis einer stufenweisen Einengung des Wirtskreises verstanden werden kann. Ursprünglich polyphage Arten verlieren demnach im Verlauf ihrer Stammesgeschichte einzelne Wirtsgruppen und Wirte, sie schränken sich immer stärker ein. Als Ursache für diese Erscheinung gibt Boerner (1952) erbliche, gleichzeitig beim Wirt und beim Parasiten gegebene Bindungen an, „woraus sich wech-

selseitige genetische Beziehungen ergeben, an deren einem Endpunkt die biologische Verdrängung des Parasiten von seiner ursprünglichen Wirtspflanze steht". Dabei sollen die Störungen der Korrelation, die die Verdrängung des Parasiten herbeiführen, sowohl vom Wirt als auch vom Parasit selbst ausgelöst werden können. Diesen wechselseitig beeinflußbaren Verdrängungsvorgang, den BOERNER (1939), gestützt auf die Ergebnisse seiner jahrzehntelangen Forschungsarbeit an der Reblaus, für eine der grundlegenden Erscheinungen in der Stammesentwicklung parasitischer Formen hält, bezeichnet er als „Gesetz der harmonischen Beschränkung des Lebensraumes".

Es soll hier nicht erörtert werden, ob in allen Fällen disjunktive Oligophagie, das Vorkommen „verirrter" Populationen und die gelegentlich auftretenden eigenartigen Wirtsverhältnisse nahe verwandter Aphidengruppen als Andeutung einer ehemaligen Polyphagie aufzufassen sind, oder ob diese Erscheinungen gelegentlich nicht doch zwangloser als Eroberung neuer Wirte erklärt werden können[9]. Es werden im folgenden lediglich einige bei den untersuchten Arten beobachtete Erscheinungen mitgeteilt, die mit Hilfe der BOERNER'schen Gedankengänge eine recht befriedigende Erklärung finden.

Bei den untersuchten Blattlausgruppen ist bemerkenswert, daß oft bei verwandten Formen ein sehr unterschiedlicher Grad der Wirtsbindung vorliegt. Dabei haben die Arten mit größerem Wirtskreis im allgemeinen auch eine größere morphologische Variationsbreite (Vergl. *Anoecia corni*, *Forda formicaria* usw.). Insbesondere wurden bei den bearbeiteten Gruppen zwei Artenpaare gefunden, bei denen die BOERNER'sche Regel der Lebensraumbeschränkung Anwendung finden kann. Es sind dies *Anoecia corni* und *A. maior* einerseits und *Forda marginata* und *F. dactylidis* andererseits. In beiden Fällen muß die erstgenannte Art als plesiomorph, die andere als apomorph aufgefaßt werden.

Die beiden plesiomorphen Arten werden – in ihrer Gesamtheit betrachtet – an zahlreichen Gramineenarten und Gattungen gefunden. Dabei vermochten aber im Übertragungsversuch einzelne Populationen nicht mehr alle Wirtspflanzen des jeweiligen Wirtskreises zu besiedeln. Diese Erscheinung wird mit gewissem Vorbehalt als beginnende Wirtsbeschränkung innerhalb der Art gedeutet. Die beiden apomorphen Nachbararten sind eng an bestimmte Nebenwirte gebunden. Der Wirt der monophagen *Forda dactylidis* ist dabei noch im Wirtskreis des plesiomorphen Partners enthalten (*F. marginata* wurde gelegentlich auch an *Dactylis* gefunden). Bei *Anoecia corni* und *maior* hingegen überschneiden sich die Wirtskreise schon nicht mehr. Die ernährungsphysiologische Beschränkung und Spezialisierung der beiden apomorphen Arten ist von einer morphologischen Spezialisierung begleitet gewesen: In beiden Fällen ist die Rüssellänge gesteigert worden. Der Umstand, daß bereits die Erstlarve den stark verlängerten Rüssel besitzt, erlaubt die Annahme eines caenogenetisch erworbenen Merkmals. Bei *Anoecia maior* tritt noch eine augenfällige Zunahme der Körpergröße in Erscheinung. Diese bringt eine gewisse Disproportionierung bestimmter Körpermaße mit sich. So ist etwa das Antennenglied III, dessen Ausbildung auch bei anderen

[9] HILLE RIS LAMBERS (1950) nennt in seinem Vortrag „Hostplants and Aphid Classification" als Beispiele für einen im Verlauf der Stammesgeschichte erfolgten Wirtswechsel die auf Elaeagnaceen lebenden *Capitophorus*-Arten, deren mutmaßliche Vorfahren auf Rosaceen gelebt haben. *Prociphilis* (Hauptwirt: *Fraxinus*) ist eng verwandt mit den in der fundatrigenen Generation streng an Populus gebundenen *Pemphigini*. HILLE RIS LAMBERS vermutet hier einen aktiven Wechsel des primären Wirts.

Tabelle 14

Gegenüberstellung der Artenpaare *Anoecia corni* und *maior* und *Forda marginata* und *dactylidis*

Art	Zahl der besiedelten Gramineen-arten	Rüssellänge bei Ll.	Rüssellänge beim Ad.	Körperlänge (Ad.)	Anteil von Gl. III an der Ant.-Länge
Anoecia corni (plesiomorph)	11 Arten (eig. Material)	0,55—0,90	0,60—1,05	1,90—2,80	32 % — 37 %
A. maior (apomorph)	1—2 Arten	*0,87—1,03*	*1,00—1,30*	*2,20—3,00*	*35 % — 38 %*
Forda margin. (plesiomorph)	19 Arten (eig. Material)	0,50—0,80	0,58—1,00	1,60—2,95	32 % — 37 %
F. dactylidis (apomorph)	1 (2) Arten	*0,82—1,11*	*0,98—1,40*	1,60—2,84	33 % — 36 %

Aphidenarten in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnis von der Körpergröße steht (Vergl. *Pemphigus bursarius* Teil II, S. 569), positiv allometrisch verlängert.

Ein weiteres Artenpaar, das in einem sehr engen Verwandtschaftsverhältnis steht, ist *Tetraneura ulmi* (= plesiomorph) und *T. longisetosa* (= *apomorph*). Hier wird vermutet, daß die abgeleitete Form ihre Entstehung einer ökologischen Spezialisierung verdankt (Teil II, S. 550).

D. Die biologische Gruppe der „Wurzelläuse" als Ergebnis konvergenter Stammesentwicklung

Eine zeitweilige oder vollständige unterirdische Lebensweise kommt in vielen Aphidenfamilien vor. Im Verlauf der eigenen Untersuchungen konnte sie bei über 100 Aphidenarten aus den Familien der *Lachnidae, Chaitophoridae, Aphididae, Thelaxidae* und *Pemphigidae* beobachtet werden. Aber nur in drei systematischen Großgruppen, in der Unterfamilie der *Traminae* (Fam. *Lachnidae*), in der Unterfamilie der *Anoeciinae* (Fam. *Thelaxidae*) und in der Familie der *Pemphigidae* gelang die Verwirklichung einer unterirdischen anholozyklischen Überwinterung. Man kann die Pemphigiden, Anoeciinen und Traminen[10], denen neben der Möglichkeit zur unterirdischen Überwinterung als Exul einige weitere Eigentümlichkeiten gemeinsam sind, als biologische Gruppe der Wurzelläuse im engeren Sinn zusammenfassen.

Nachweisbare morphologische Neubildungen treten bei den Wurzelläusen nur vereinzelt auf. Als solche können etwa die bei der Mehrzahl der Anoeciinen und bei den *Geoicini* unabhängig voneinander entwickelten Spatelborsten gewertet werden. Spatelborsten finden sich aber auch bei zahlreichen oberirdisch lebenden Blattlausarten (Vertreter der Chaitophori-

[10] Die gleichfalls untersuchte Unterfamilie der *Traminae* (Mordvilko) soll in einer eigenen Arbeit behandelt werden. Da sie in biologischer Hinsicht nicht nur zur Gruppe der Wurzelaphiden zählt, sondern infolge ausschließlicher Anholozyklie sogar als deren Endglied betrachtet werden kann, wird sie im vorliegenden Abschnitt ebenfalls berücksichtigt.

den, Callaphididen usw.). Sie können mit der Lebensweise der jeweiligen Arten kaum in Zusammenhang gebracht werden, sondern sind eher als Ausdruck einer allgemeinen Entwicklungstendenz anzusehen. Längenveränderungen des Rüssels (S. 38) oder des Rüsselglieds (*Pemphigini*, Teil II, Abb. 7) sind als wirtsbedingte Anpassungserscheinungen zu betrachten, die ebenfalls in zahlreichen Aphidengruppen selbständig aufgetreten sind. Daß Aphiden, die an verholzenden Pflanzenteilen saugen, in der Regel ein längeres Rüsselendglied haben, konnte MORDVILKO (1934) an einer Reihe von Beispielen zeigen.

Während Neuerwerb oder mit Spezialisierung verbundene Abänderung von Merkmalen somit bei den Wurzelaphiden nur in sehr bescheidenem Umfang zu beobachten ist, sind Abbauerscheinungen zahlreich und in weiter Verbreitung anzutreffen. Zwar finden sie sich teilweise auch bei oberirdisch lebenden Blattlausgruppen, aber keine von diesen ist so durch eine allgemeine morphologische Rückbildung gekennzeichnet wie die biologische Gruppe der Wurzelaphiden. Der Abbau und die Rückbildung folgender Merkmale kann an Hand von morphologischen Reihen verfolgt werden:

1. Fazettenaugen

Im Gegensatz zu allen übrigen ovoviviparen Blattlausgruppen fehlen den *Traminae*, *Thelaxidae* (= übergeordnete Kategorie der *Anoeciinae*) und *Pemphigidae* im Erstlarvenstadium reguläre Fazettenaugen. Es sind lediglich Triommatidien entwickelt. Während die geflügelten Tiere als phylogenetisch ursprünglichste Form stets noch Fazettenaugen besitzen, lassen die erwachsenen Ungeflügelten aller 3 Gruppen eine auf den völligen Verlust der Fazettenaugen hinlaufende Parallelentwicklung erkennen. *Traminae:* Die plesiomorphe Untergattung *Protrama* s. str. besitzt gut entwickelte, die apomorphe Untergattung *Neotrama* und die Gattung *Trama* dagegen wenig deutlich oder nur noch sehr schwach ausgebildete Fazettenaugen. *Anoeciinae:* Die wirtswechselnde Gattung *Anoecia* hat deutlich ausgeprägte, die vollständig subterran lebenden Gattungen *Paranoecia* und *Neanoecia* haben schwächer ausgebildete oder gar keine Fazettenaugen. *Pemphigidae:* Hier ist ein fast völliger Verlust der Fazettenaugen eingetreten. Diese erscheinen nur noch bei aberranten Formen (*Tetraneura ulmi*, *Pemphigus bursarius* usw.) oder bei Varianten (Sommerform von *Paracletus* usw.).

2. Siphonen

Die typische Ausbildung des „Sipho" findet sich bei den drei Wurzellausgruppen nirgends. Statt dessen sind gelegentlich flache Höcker oder einfache Poren entwickelt. *Traminae:* Die plesiomorphe *Protrama* hat deutlich ausgebildete Siphonen. Bei der apomorphen *Neotrama* ist der Sipho undeutlich, gelegentlich fällt er aus. *Trama* besitzt keinen Sipho. *Anoeciinae:* Der Sipho fehlt den Erstlarven und den ad. Männchen, sonst ist er überall als flacher Höcker ausgebildet. *Pemphigidae:* Der Sipho fehlt stets bei der Erstlarve. *Tetraneurini: Tetraneura* hat noch deutlich entwickelte Siphonen, bei *Colopha* fehlen diese zwar dem aus Mitteleuropa

untersuchten Material, sind aber den aus Schweden beschriebenen, wesentlich weniger abgewandelten Populationen noch erhalten geblieben (Teil II, S. 534). *Pemphigini:* Siphonen (= einfache Poren) sind bei den Geflügelten von *Thecabius* und gelegentlich noch bei den Geflügelten von *Pemphigus bursarius* vorhanden. Bei den *Fordinae* fehlen die Siphonen.

3. Abdominalpanzerung der Exules

Traminae: Die plesiomorphe Untergattung *Protrama* s. str. weist eine deutliche segmentale Sklerotisierung auf, bei den apomorphen Gruppen *Neotrama* und *Trama* ist diese weitgehend zurückgebildet oder fehlt vollständig. *Anoeciinae:* Die Gattung *Anoecia* besitzt eine deutliche Panzerung. Bei *Neanoecia* kann diese ausfallen, bei *Paranoecia* fehlt sie vollständig. Den ungeflügelten *Pemphigiden* ist die Panzerung verlorengegangen, bei den Geflügelten ist sie in Gestalt segmentaler Chitinspangen, die mehr oder weniger rückgebildet sein können, erhalten geblieben.

4. Ausbildung der Antennen

Als ursprünglich muß die 6gliedrige Antenne angenommen werden (Mordvilko 1934 usw.). *Traminae:* Die Antennen sind bei geflügelten und flügellosen Tieren noch 6gliedrig. Die ungeflügelten Formen von *Protrama* besitzen sekundäre Rhinarien, bei den übrigen, stärker rückgebildeten Gattungen fehlen diese in der Regel. *Anoeciinae:* Antennen bei den virginogenen Geflügelten und Ungeflügelten 6gliedrig, bei den Geschlechtstieren und Fundatrices oft 5gliedrig. *Anoecia* und *Paranoecia* haben meist auch als ungeflügelte Exules Nebenrhinarien, bei *Neanoecia* fehlen diese den flügellosen Tieren weitgehend. *Pemphigidae:* Normal entwickelte Ungeflügelte haben keine sekundären Rhinarien. *Tetraneurini:* Antennen der Geflügelten 6-gliedrig, bei den flügellosen Formen finden sich alle Übergänge von der 6-gliedrigen zur 4gliedrigen Antenne (Teil II, S. 530). *Pemphigini:* Antennen der Geflügelten noch 6gliedrig. *Thecabius* (= plesiomorphe Form) besitzt als Fundatrix und virginogene Erstlarve eine 5gliedrige, als ad. Exul noch eine 6gliedrige Antenne. Bei der apomorphen Art *Pemphigus bursarius* haben Fundatrix und virginogene Erstlarven 4gliedrige, die ad. ungeflügelten Exules 5- und seltener noch 6gliedrige Antennen. *Fordinae:* Hier sind die Antennen der Geflügelten 6gliedrig oder *(Forda)* 5gliedrig. Die Antennen der Junglarven besitzen 5 oder *(Smynthurodes)* nur 4 Glieder. Die ad. ungeflügelten Exules haben bei *Paracletus* noch 6-, sonst meist 5-, bei *Geoica* gelegentlich auch 4gliedrige Antennen.

5. Tarsengliederzahl

In der Regel sind die Tarsen 2gliedrig. Bei den *Tetraneurini* finden sich alle Übergangsstufen zwischen 2- und eingliedrigen Tarsen (Teil II, S. 531).

Diesen morphologischen Rückbildungstendenzen entsprechen folgende biologischen Abbau-, Einengungs- und Abhängigkeitserscheinungen:

6. Abbau des Holozyklus

Dieser Vorgang läßt sich auch bei oberirdisch lebenden Blattläusen, z. B. bei *Myzodes persicae*, einigen *Adelgiden* usw. verfolgen. Ganz besonders deutlich und mannigfach ist er aber bei den Wurzelläusen ausgeprägt. *Traminae:* Der ehemalige Hauptwirt ist nicht bekannt. Geflügelte Sexupare treten nicht mehr auf. Die Arten leben, vielleicht mit einigen Ausnahmen[11], anholozyklisch. *Anoeciinae:* In der Gattung *Anoecia* findet man Übergänge von obligatorischer Holozyklie *(Anoecia corni, A. vagans)* zu weitgehender oder vollständiger Anholozyklie *(Anoecia nemoralis). Paranoecia* wird als am ehemaligen Nebenwirt holozyklisch gewordene Art aufgefaßt, das Winterei wird hier noch vom begatteten Weibchen abgelegt. *Neanoecia* ist ebenfalls mit allen Generationen auf den ehemaligen Nebenwirt übergegangen, hier wurden aber keine Männchen mehr beobachtet, die Wintereier entstehen – zumindest im Beobachtungsgebiet – offenbar parthenogenetisch. *Pemphigidae:* Alle beobachteten Arten der *Tetraneurini* und *Pemphigini* vermögen potentiell parazyklisch zu überwintern. In einigen Fällen ist eine fortgeschrittene Rückbildung des Holozyklus festzustellen. (Bei *Pemphigus bursarius* wanderten jährlich ca. 50 %, bei *Tetraneura ulmi* über 80 % der virginogenen Populationen nicht mehr zum Hauptwirt zurück.) Bei einigen *Pemphigus bursarius*-ähnlichen Formen, bei *Parathecabius stammeri* usw. besteht vielleicht schon völlige Anholozyklie. *Fordinae:* Bei allen mitteleuropäischen Arten liegt eine durch den Ausfall des Hauptwirts erzwungene Anholozyklie vor. *Forda formicaria* und *Baizongia pistaciae* bilden im Beobachtungsgebiet noch vereinzelt sexupare Geflügelte aus.

7. Rückbildung virginoparer Geflügelter

Ein Abbau der virginoparen Geflügelten läßt sich bei allen drei Gruppen verfolgen, er steht mit dem Ausbildungsgrad der Anholozyklie in einem gewissen Zusammenhang. Dort, wo die morphologischen Rückbildungserscheinungen am stärksten auftreten *(Trama*-Arten, *Pemphigus bursarius* usw.) oder wo die unterirdische Lebensweise besonders ausgeprägt ist *(Paranoecia, Neanoecia),* sind die virginoparen Geflügelten völlig verlorengegangen.

8. Ernährungsmäßige und ökologische Spezialisation

Die Hauptwirtsgenerationen der behandelten Triben und Unterfamilien besiedeln in der Regel nur noch eine Wirtsart oder Gattung. Die fundatrigenen Generationen der verhältnismäßig wenig abgewandelten Gattung *Anoecia* leben frei auf der Blattfläche, die Hauptwirtsgenerationen der stärker apomorphen Pemphigiden erzeugen mannigfache, oft sehr verwickelt gebaute Gallbildungen, die als Folge einer langen stammesgeschichtlichen Bindung an die betreffende Wirtsgruppe gedeutet werden. Bei den virginogenen Generationen der einzelnen Arten liegen teilweise Verhältnisse vor, die auf eine allmähliche Einengung des Wirtskreises hindeuten (S. 38).

[11] Bei einer Population, die der *Protrama ranunculi* Del Guercio sehr nahe steht (Fundort: Kaiserstuhl), wurde die Ausbildung von Wintereiern beobachtet.

Als weitere Spezialisation und gleichzeitig als ökologische Einschränkung muß die virginogene Besiedlung unterirdischer oder bodennaher Pflanzenteile (Stenomerie) angesehen werden.

9. Bindung der Wurzelläuse an ihre Trophobiosepartner

Schließlich ist hier die mehr oder weniger starke Bindung der Wurzelläuse an ihre Trophobiosepartner zu erwähnen. Lediglich einige der untersuchten *Tetraneurini* und die *Pemphigini* zeigen keine Beziehungen zu Ameisen. Die Vertreter der *Traminae, Anoeciinae* und der meisten *Fordinae* sind in wechselndem Maß formicophil. Bei dem als Sozialparasit bei *Tetramorium caespitum* lebenden *Paracletus cimiciformis* hat die Abhängigkeit vom Trophobiosepartner den höchsten Grad erreicht. Bei den Anoeciinen und Fordinen wird ein Zusammenhang zwischen dem Grad der Formicophilie und der Anholozyklie (S. 24) deutlich.

Die angeführten Rückbildungs- und Einschränkungserscheinungen dürfen als Zeichen einer bei den drei – systematisch getrennten – Aphidengroßgruppen konvergent verlaufenen Stammesentwicklung angesehen werden. Das Ergebnis dieser Entwicklung ist die biologische Gruppe der Wurzelläuse.

Die dieser Gruppe eigentümlichen morphologischen und biologischen Züge deuten auf einen weitgehenden Abschluß der Stammesentwicklung hin. Vielleicht darf hiermit der Umstand, daß die virginogene Formentrennung der Fordinen nicht bis zur Artneubildung geführt hat, in Zusammenhang gebracht werden. Mordvilko, der in einer Reihe von Arbeiten die Phylogenie der Aphiden behandelt hat (1928b, 1934, 1935), weist auf den bei den Wurzelaphiden zu vermutenden stammesgeschichtlichen Entwicklungsabschluß vor allem im Hinblick auf die Differenzierungen und Rückbildungen der Generationsfolge hin. Er sieht (1928b) im Ausfall des Hauptwirts *(Fordinae)* und in den die Wurzelläuse (Anoeciinen usw.) betreuenden Ameisenarten die für den Abbau des Holozyklus verantwortlichen phylogenetischen Faktoren.

Zwar legt eine vergleichende Betrachtung den Gedanken nahe, daß in der Stammesgeschichte der Wurzelaphiden neben dem Einfluß des Wirts das Trophobioseverhältnis bedeutungsvoll war. Aber die Art und das Ausmaß des ursächlichen Zusammenhangs kann nicht befriedigend beurteilt werden. Zunächst muß, genau wie für das Verhältnis zwischen Wirtspflanze und Aphidenart (Boerner 1939, Zweigelt 1918, 1929) eine wechselseitige stammesgeschichtliche Beeinflußung der beiden Trophobiosepartner angenommen werden.

Das Trophobioseorgan der farmicophilen Aphiden stellt zweifellos eine sinnvolle Anpassung an den Ameisenbesuch dar. Man könnte die Ursache für das Zustandekommen dieses Organs allein in einer selektiven Auswirkung des Ameisenbesuches sehen. Eine solche Deutung erscheint aber bei den untersuchten Formen aus zwei Gründen wenig wahrscheinlich: Einmal konnte bei den behandelten Arten keine Beziehung zwischen dem Ausbildungsgrad des perianalen Haarkranzes und dem Grad der Formicophilie gefunden werden. Andererseits zeigen viele Aphidengruppen – gleichgültig ob formicophil oder formicoxen – die Tendenz, bestimmte morphologische Strukturen des Abdomens im Bereich der Caudalregion besonders deutlich

auszuprägen. In der Ausbildung der Drüsengruppen *(Pemphigini, Tetraneurini)* und im Sklerotisierungsgrad der Cuticula *(Fordini)* kommt dieses vom Abdomenende zur Abdomenmitte hin gerichtete morphologische Differenzierungsgefälle gut zum Ausdruck. Es kann neben anderem auch die Länge der Abdominalborsten (vgl. *Tetraneura*) beeinflussen. Die Verteilung der Spatelborsten bei den Anoeciinen deutet darauf hin, daß die Gestalt der Borsten am Abdominalende ebenfalls eine stärkere Differenzierung erfahren kann. Es darf daher angenommen werden, daß im allgemeinen „Differenzierungsplan" des Aphidenabdomens von vornherein morphologische Potenzen vorliegen, die die strukturelle Voraussetzung (Praeadaptation) für eine spätere Ausbildung eines Trophobioseorgans gebildet haben. Untersuchungen hierüber sind im Gange, ihre Ergebnisse sollen an anderer Stelle mitgeteilt werden.

Auch der von Mordvilko geltend gemachte Einfluß der Ameisen auf den Abbau des Holozyklus sollte nicht überschätzt werden. Wie zahlreiche Wurzelaphidenarten zeigen, ist anholozyklische Überwinterung ohne Betreuung durch Ameisen ebenfalls möglich. Daß die Formicophilie selbst für andauernd parazyklische Lebensweise keine unbedingte Voraussetzung ist, läßt die formicoxene Fordine *Baizongia* erkennen.

Schließlich sei noch auf die spontane anholozyklische Überwinterung bei Arten (*Anoecia, Tetraneura, Colopha, Thecabius, Pemphigus* usw.), denen die entsprechenden Winterwirte durchaus zur Verfügung stehen, hingewiesen. Die Tatsache, daß der Grad der Anholozyklie bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich ist, zeigt, daß der Abbau des Holozyklus keine rein zufällige Erscheinung ist, sondern – ebenso wie die morphologische Ausprägung – ein Merkmal der betreffenden Gruppen und Arten darstellt. Diese bei Aphiden weit verbreitete (S. 23) und im einzelnen oft spezifisch ausgebildete Tendenz zur Unterdrückung des vollen Zyklus stellt eine von vornherein gegebene biologische Voraussetzung (Praeadaptation) für die durch Wegfall der Hauptwirte bei den mitteleuropäischen Fordinen erzwungene obligatorische Anholozyklie dar.

Die angeführten Umstände – es könnten in diesem Zusammenhang noch weitere morphologische Züge (Tarsengliedreduktion bei den Tetraneurini etc.) erwähnt werden – lassen eine rein selektionistische Interpretation der Aphidenevolution solange fragwürdig erscheinen, als nur mit der Theorie übereinstimmende Tatsachen und nicht auch die abweichenden biologischen und morphologischen Einzelheiten berücksichtigt werden. Es wird zunächst eine Aufgabe des Systematikers sein, das von ihm in sorgfältiger Feinarbeit gewonnene Beobachtungsmaterial in einer Form bereitzustellen, die die empirische Grundlage für eine sachliche Erörterung des Evolutionsgeschehens bei den betreffenden Gruppen bietet (vgl. Stammer, 1957). Eine solche Erörterung ließ sich im Rahmen der vorliegenden, nur die Verhältnisse enger Gruppen behandelnden Arbeit naturgemäß nicht durchführen. Ein verallgemeinernder Erklärungsversuch für die geschilderten stammesgeschichtlichen Züge kann deshalb nicht erfolgen. Nur für Einzelerscheinungen der stammesgeschichtlichen Entwicklung konnten bestimmte Faktoren wahrscheinlich gemacht werden. Die den Gesamtablauf bestimmenden Ursachen bleiben im Dunkeln.

Zusammenfassung

1. Es wurde die Morphologie, Biologie und Ökologie der *Anoeciinae, Tetraneurini, Fordinae* und einiger *Pemphigini* untersucht. Die Arbeit befaßt sich vorwiegend mit den unterirdisch lebenden Generationen dieser Aphiden.
2. Die mitteleuropäischen Vertreter der behandelten Gruppen werden 28 Arten zugeordnet, die – mit einer Ausnahme – sämtlich im mittelfränkischen Untersuchungsgebiet aufgefunden werden konnten. Neu beschrieben wird *Parathecabius stammeri* n. sp., erstmals für Mitteleuropa erwähnt werden *Paranoecia pskovica* Mordv., *Forda skorkini* Mordv. und *Aploneura lentisci* Pass.
3. Zur Abklärung systematischer Fragen erwies sich die Berücksichtigung der morphologischen Verhältnisse während des Generationsablaufs und der jahreszeitlich bestimmten Variabilität einzelner Stadien als wichtig. Die Generationsfolgen der Gattungen *Anoecia, Tetraneura, Thecabius* und *Pemphigus* lassen jeweils abgestufte morphologische Differenzierungen erkennen. Dies wird am Beispiel der Generationen von *Pemphigus bursarius* ausgeführt. Morphologische Abweichungen einzelner Stadien erfolgen gelegentlich durch verfrühten Erwerb oder durch Ausfall eines anderen Generationen derselben Art zukommenden Merkmals.
   Die virginogenen Formen der weitgehend oder völlig anholozyklischen Populationen von *Anoecia nemoralis, Geoica utricularia, G. setulosa, Paracletus cimiformis, Forda formicaria* und *Forda marginata* zeigen einen mehr oder weniger stark ausgeprägten Saisonpolymorphismus.
4. Der systematische Teil der Arbeit bringt Übersichten über die Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Gruppen, Bestimmungsschlüssel und Beschreibungen der Morphologie, Biologie und Ökologie einzelner Arten.
   Gegenüber dem Katalogwerk Boerners (1952) werden folgende systematisch-taxonomischen Änderungen durchgeführt:
   1. Für *Anoecia pskovica* Mordv. wird die neue Gattung *Paranoecia* aufgestellt. 2. *Anoecia agrostidis* Boerner wird synonym mit *A. corni* Koch. 3. Der Name *Byrsocryptini* Boerner wird in *Tetraneurini* (Boerner) umgeändert. 4. Der Gattungsname *Byrsocrypta* Haliday 1838 wird mit Hille Ris Lambers als synonym mit *Pemphigus* Hartig 1837 angesehen, daher tritt für *Byrsocrypta* sens. Boerner wieder *Tetraneura* Hartig ein. 5. *Endeis* (= *Tetraneura*) *rosea* Koch wird synonym mit *Tetraneura ulmi* L. 6. *Tetraneura personata* Boerner wird zu *T. ulmi*, foma *personata*. 7. Für *Tetraneura rosea* Theobald 1929 (nec Koch) wird als neuer Name vorgeschlagen: *T. theobaldi*. 8. Als neue Art beschrieben wird *Parathecabius stammeri*. 9. *Pemphigus pyriformis* Lichtenstein wird synonym mit *P. bursarius* L. 10. *Geoica squamosa* Theobald und *G. discreta* Boerner werden synonym mit *G. utricularia* sensu Mordvilko. 11. *Geoica herculanea* Mordvilko wird synonym mit *G. setulosa* Passerini. 12. *Forda semilunaria* Passerini und *F. meridionalis* Mordvilko fallen in Synonymie mit *F. formicaria* v. Heyden. 13. Die beiden Unterarten *Forda formicaria* subsp. *intermixta* Boerner und subsp. *subnuda* Boerner werden eingezogen. 14. *Forda follicularia* Passerini, *F. hexagona* Theobald, *F. proximalis* Mordvilko und *F. pskovensis* Mordvilko werden synonym mit *F. marginata* Koch.
5. Wirtskreis und Wirtsbindung der untersuchten Arten werden erörtert. Die Nebenwirtsliste der untersuchten Gruppen konnte gegenüber Boerners Katalog (1952) um 146 neue Wirtsnachweise bereichert werden.
6. Der Verbreitungsschwerpunkt der 28 behandelten Arten liegt im Tiefland (250–400 m Meereshöhe). Im Alpenvorland (500–600 m) wurden noch 14, im alpinen Bereich nur noch 3 Arten festgestellt.
7. Es wird eine Übersicht über die besiedelten Biotope gegeben. Thermophil und xerophil sind *Aploneura lentisci, Forda skorkini, Paracletus cimiciformis* und *Baizongia pistaciae*. Hygrophil sind *Paranoecia pskovica* und *Colopha compressa*. Hygrophil und ombrophil ist *Tetraneura longisetosa*. Die Unterfamilie der *Fordinae* bevorzugt trokkene, steppenähnliche Grasfluren.
8. Sämtliche untersuchten Böden können von Wurzelaphiden besiedelt werden. Als Bewohner feuchter, grundwassernaher Böden werden einige formicoxene, wachsabscheidende Arten festgestellt. Die große Mehrheit der behandelten Arten – zumeist formicophile Formen – kommt in den typischen Grünlandböden vor. Reich ist auch die Aphidenfauna der trockenwarmen Böden. Die Formicophilie ist hier am stärksten ausgeprägt.

9. Räuber und Parasiten befallen die untersuchten Wurzelaphiden nur in geringem Umfang, sie vermögen den Massenwechsel der einzelnen Arten nicht wesentlich zu beeinflussen. Eine Übersicht über die beobachteten Arten wird gegeben.
10. Bei Berücksichtigung der Trophobiosebeziehungen zu Ameisen können die behandelten Aphidenarten in 3 Gruppen gegliedert werden: Die formicoxenen Wurzelaphiden werden nicht oder nur ausnahmsweise besucht, sie tragen in der Regel umfangreiche Wachsausscheidungen, ein Trophobioseorgan fehlt hier. Die formicophilen Arten stehen mit bestimmten Ameisenarten in einem Trophobioseverhältnis, dessen Ausbildungsgrad wechseln kann. Eine vollkommene Abhängigkeit vom Trophobiosepartner konnte im Zuchtversuch nicht nachgewiesen werden. Mit der Trophobiose verbundene Anpassungs- und Begleiterscheinungen werden erörtert. Bemerkenswert ist der Zusammenhang zwischen dem Ausbildungsgrad der Formicophilie und dem Grad der Anholozyklie. Die formicophilen Wurzelläuse werden zur Überwinterung in der Regel von *Lasius*-Arten in ihre Bauten eingetragen. Die formicobionte Art *Paracletus cimiformis* ist auf das Zusammenleben mit Ameisen angewiesen. Sie lebt in den Nestern von *Tetramorium caespitum* als Sozialparasit.
11. Es wird ein Überblick über die bei den behandelten Gruppen bekannt gewordenen Schadauftreten gegeben. In Mitteleuropa können *Pemphigus bursarius* als „Salatwurzellaus" und *Smynthurodes betae* als „Bohnenwurzellaus" wirtschaftliche Bedeutung erlangen.
12. Die mit dem Reliktcharakter der mitteleuropäischen Fordinen verbundene anhaltende Anholozyklie hat eine Reihe biologischer und ökologischer Veränderungen zur Folge gehabt. Dieser biologischen „virginogenen Formentrennung" steht keine zur Bildung einheitlicher neuer Gruppen führende morphologische Formentrennung gegenüber.
13. Die weitgehend monophagen Arten *Anoecia maior* und *Forda dactylidis,* vielleicht auch die stenotope Art *Tetraneura longisetosa* können als Ergebnis einer durch „harmonische Beschränkung des Lebensraumes" (Boerner) erfolgten Artneubildung angesehen werden.
14. Die biologische Gruppe der Wurzelläuse ist das Ergebnis einer in drei systematisch getrennten Aphidengroßgruppen konvergent verlaufenen Stammesentwicklung. Morphologische Züge dieser Entwicklung sind der Abbau der Fazettenaugen, der Siphonen und der virginogenen Abdominalsklerotisierung, die Rückbildung der Antennen, der sekundären Rhinarien und der Tarsengliedzahl. Als biologische Erscheinungen treten Abbau der Holozyklie und Verringerung und Ausfall der virginoparen Geflügelten auf. In Übereinstimmung mit diesen Rückbildungsvorgängen steht die ernährungsphysiologische und ökologische Einschränkung und die verschiedenweit fortgeschrittene Abhängigkeit vom Trophobiosepartner.

Summary

1. The morphology, biology and ecology of the *Anoeciinae, Tetraneurini, Fordinae* and some *Pemphigini* were studied. This work deals mainly with the subterranean generations of these Aphids.
2. The groups dealt with comprise 28 central European species which, with one exception, could all be found in the part of Franconia where the work was carried out. *Parathecabius stammeri* is described as new and *Paranoecia pskovica* Mordv., *Forda skorkini* Mordv. and *Aploneura lentisci* Pass. are recorded from central Europe for the first time.
3. In the clearing up of systematic problems, a consideration of the morphology during the course of a generation and the seasonally conditioned variation in the individual stages (seasonal polymorphism), proved to be important. The generation sequences in *Anoecia, Tetraneura, Thecabius* and *Pemphigus* show gradual morphological differences. As an example, these are described for *Pemphigus bursarius.* Morphological differences in induvidual stages occasionally occur through the premature acquisition of, or the absence of, characters occuring in some other generations of the same species.
The virginogeniae of the largely or completely anholocyclic populations of *Anoecia nemoralis* Boerner, *Geoica utricularia* sensu Mordv., *G. setulosa* Pass., *Paracletus cimiciformis* Heyd., *Forda formicaria* Heyd. and *F. marginata* Koch exhibit a more or less marked seasonal polymorphism.

4. The systematic part of the work includes notes on the relationships of the groups studied, a key for determination and descriptions of the morphology, biology and ecology of the various species.
   The following amendments are made to BOERNER's catalogue (1952):
   1. A new genus, *Paranoecia*, is erected for *Anoecia pskovica* Mordv. 2. *Anoecia agrostidis* Boerner is a synonym of *A. corni* Koch. 3. *Byrsocryptini* Boerner is changed to *Tetraneurini* (Boerner). 4. The genus *Byrsocrypta* Haliday 1838 is considered, in agreement with HILLE RIS LAMBERS, to be a synonym of *Pemphigus* Hartig 1837 and *Tetraneura* therefore returns as the name for *Byrsocrypta* sensu Boerner. 5. *Endeis* (= *Tetraneura*) *rosea* Koch is a synonym of *Tetraneura ulmi* L. 6. *Tetraneura personata* Boerner is considered as *T. ulmi*, forma *personata*. 7. *Tetraneura theobaldi* is proposed as a new name for *T. rosea* Theobald 1929 (nec Koch). 8. *Parathecabius stammeri* n. sp. is described. 9. *Pemphigus pyriformis* Lichtenstein is a synonym of *P. bursarius* L. 10. *Geoica squamosa* Theobald and *G. discreta* Boerner are synonyms of *G. utricularia* sensu Mordv. 11. *Geoica herculanea* Mordv. is a synonym of *G. setulosa* Pass. 12. *Forda semilunaria* Pass. and *F. meridionalis* Mordv. are synonyms of *F. formicaria* Heyd. 13. The two subspecies *Forda formicaria intermixta* Boerner and *F. f. subnuda* Boerner are suppressed. 14. *Forda follicularia* Pass., *F. hexagona* Theobald, *F. proximalis* Mordv. and *F. pskovensis* are synonyms of *F. marginata* Koch.
5. The host range of the species studied is discussed. 146 new host records can be added to BOERNER's catalogue (1952).
6. The main area of distribution of the 28 species considered is at 250–400 m above sea level. At 500–600 m only 14, and in alpine areas only 3, species were found.
7. A review is given of the biotopes colonized. *Aploneura lentisci, Forda skorkini, Paracletus cimiciformis* and *Baizongia pistaciae* are thermophilous and xerophilous. *Paranoecia pskovica and Colopha compressa* are hygrophilous. *Tetraneura longisetosa* is hygrophilous and ombrophilous. The species of the subfamily Fordinae prefer dry, steppe-like meadows.
8. All the soil types studied could be colonized by root aphids. Some myrmecoxenous, waxsecreting species were found to be inhabitants of damp soils near to the water table. The great majority of the insects dealt with – mainly myrmecophilous species – occur in typical grassland soils. The aphid fauna of dry, warm soils is also rich and myrmecophily is most marked here.
9. Parasites and predators attack these aphids only to a limited extent and do not appear to have much influence on the density of the various species. A list is given of the species seen.
10. As regards their trophobiotic relationships with ants, the aphids concerned can be separated into three groups: The myrmecoxenous root aphids are not or only rarely visited, they have no trophobiotic organ and usually have a copious wax secretion. The myrmicophilous species exist with certain species of ants in a trophobiotic relationship, the extent of which can vary. A complete dependence on the trophobiotic partner could not be proved by rearing experiments. Adaptations associated with trophobiosis are discussed; the connection between the extent of myrmecophily and the degree of anholocycly is worth noting. The myrmecophilous species are usually carried to their nests by *Lasius* spp. for the winter. The myrmecobiont species *Paracletus cimiciformis* is dependent on living with ants. It lives as a social parasite in the nests of *Tetramorium caespitum*.
11. The damage caused by the groups concerned is discussed. In central Europe, *Pemphigus bursarius* can be of economic importance as the „lettuce root aphis" and *Smynthurodes betae* as the „bean root aphis".
12. The continuous anholocycly associated with the relict character of the central European Fordinae has caused a series of biological and ecological changes. This biological „separation of virginogeniae" (virginogene Formentrennung) is not parallelled by a morphological form separation leading to the formation of uniform new groups (new species).
13. The largely monophagous species *Anoecia maior* and *Forda dactylidis* and probably also the stenotopic species *Tetraneura longisetosa* can be considered as the result of a speciation due to "harmonious host range restriction" („harmonische Beschränkung des Lebensraumes", BOERNER).
14. The root aphids are the result of convergent evolution in three systematically separated large groups of aphids. Morphological features of this evolution are the reduction of the facetted eyes, cornicles, and of the abdominal sclerotisation; furthermore the reduction in the structure of the antennae, in the secondary rhinaria, and in the num-

ber of tarsal segments. Biological features are the reduction of holocycly and of virginoparous alatae. The restriction in nutritional physiology and ecology and the variously developed dependence on the trophobiotic partner are in agreement with these signs of reversion.

Literatur

Aczél, M., 1940: Fliegenlarven zwischen den Wurzelläusen *(Pemphigus bursarius* L.) am Salat. – Növényegészégüyi Evkönyv 1. Abstr. in Z. Pfl. Krankh. **52**, S. 428.

Adlerz, G., 1913: Myrornas liv. – Stockholm. Zit. nach Tullgren, 1925.

Allen, H. W., 1954: Propagation of *Horogenes molestae*, an Asiatic parasite of the Oriental fruit moth, on the potato tuber worm. – Jl. ec. Ent. **47**, no 2, S. 278–281.

Baker, A. C., 1917: On the Chinese Gall (Aphid.-Homopt.). – Entom. News, Philadelphia, **28**, no 9, S. 385–393.

Balachowsky, A. & Mesnil, L. P., 1935: Les insects nuisibles aux plantes cultivées. – Paris, 1137 S.

Bodenheimer, F. S. & Swirski, E., 1957: The Aphidoidea of the Middle East. – Jerusalem. Weizmann Science Press of Israel. 378 S.

Bonnemaison, L., 1950: Remarques sur les facteurs d 'apparition des ailes chez les Aphidae. – Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 199–203.

— 1951: Déterminisme de l 'apparition des formes sexuées chez les Aphididae. – Bull. Soc. Hist. Toulouse, **86**, S. 108–112.

— 1952: Remarques sur les migrations chez les Aphidinae. – Trans. 9th Int. Congr. Ent., Amsterdam, S. 490–494.

Boerner, C., 1914: Blattlausstudien. – Abh. Nat. Ver. Bremen, **29**, S. 164–184.

— 1916a: Über das Auftreten geflügelter Formen bei Blattläusen. – Mitt. Kais. Biol. Anst., **16**, S. 42–43.

— 1921: Über Fernflüge von Blattläusen nach Beobachtungen auf Memmert und Helgoland. – Z. ang. Ent., **8**, S. 27–35.

— 1939: Anfälligkeit, Resistenz und Immunität der Reben gegen die Reblaus. Allgemeine Gesichtspunkte zur Frage der Spezialisierung von Parasiten; die harmonische Beschränkung des Lebensraums. – Z. hyg. Zool. u. Schädlingsbekämpf., **31**, S. 274–285, 301–308, 325–334.

— 1942: Über die Anfertigung mikroskopischer Präparate kleiner Insekten. – Veröff. Dtsch. Kolonial- u. Überseemus., **3**, S. 267–272.

— 1950: Neue europäische Blattlausarten. Selbstverlag. Naumburg/S., 19 S.

— 1952: Europae centralis Aphides. Die Blattläuse Mitteleuropas, Namen, Synonyme, Wirtspflanzen, Generationszyklen. – Schriften der Thüring. Landesarbeitsgemeinschaft für Heilpflanzenkunde und Heilpflanzenbeschaffung in Weimar, H. 4 und Mitt. Thür. Bot. Ges., Beiheft 3. 2 Lieferungen. 484 S.

— 1953: Aphidoidea. – In Brohmer, P., Fauna von Deutschland, 7. Aufl. Heidelberg, S. 206–220.

— & Heinze, K., 1957: Aphidina-Aphidoidea, Blattläuse. – in Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 5. Bd., Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen, 2. Teil, 4. Lieferg., Homoptera II. Teil, S. 1–402.

Buckton, G. B., 1883: Monograph of the British Aphides. – London. Ray Soc., Vol. IV, 128 S.

Cooley, R. A., 1914: 12th ann. Report of the State Entomologist of Montana. – Montana Agric. Expt. Sta., Bozeman, Bull. no **102**, S. 197–208.

Cutright, C. R., 1925: Subterran Aphids of Ohio. – Ohio Agric. Expt. Sta. Bull. **387**, S. 173–238.

— 1933: Injury to Carrot, *Daucus carota*, by *Trifidaphis phaseoli* P. – Jl. ec. Ent., **26**, no 2, S. 509.

Dahl, F., 1912: Über die Fauna des Plagefenngebietes. – Beitr. z. Naturdenkmalpflege, **3**, S. 431–435.

Davidson, W. M., 1916: Economic Syrphidae in California. – Jl. ec. Ent., **9**, S. 454–457.

— 1917: Early Spring Syrphidae in California and a new *Pipiza* (Dip). – Entom. News, Philadelphia, **28**, no 9, S. 414–419.

Davis, J. J., 1917: The corn root aphis and methods of controlling it. – Farmers Bull. **891**, US. Departm. Agric., 12 S.

Delucchi, V., Pschorn-walcher, H. & Zwölfer, H., 1957: *Cnemodon*-Arten (Syrph.) als Räuber von *Dreyfusia piceae* Ratz., II. Morphologie und Biologie von *Cnemodon dreyfusiae* Del. & P.-W. nebst Beobachtungen über *C. latitarsis* Egger. – Z. ang. Ent., **41**, no 2/3 S. 246–259.

Dobzhansky, Th., 1951: Genetics and the origin of species. – 3rd edition, New York, Columbia Press, 364 S.

Eastop, V. F., 1953: A study of the *Tramini (Homopt.-Aphididae).* – Trans. R. ent. Soc. London, **104**, S. 385–413.

Eichhorn, O., 1958: Morphologische und papierchromatographische Untersuchungen zur Artentrennung in der Gattung *Dreyfusia* C. B. (Adelgidae). – Z. ang. Ent. **42**, S. 278–283.

Eidmann, H., 1927: Ameisen und Blattläuse. – Biol. Zentralblatt, **47**, S. 537–556.

Friederichs, K., 1930: Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. – Teil I. Berlin, 417 S.

Gillette, C. P., 1918: Some grass-root aphids (Hem.-Hom.). – Entom. News, Philadelphia, **29**, no 8, S. 281–284.

Goetsch, W., 1940: Vergleichende Biologie der Insektenstaaten. – Leipzig, 440 S.

Goot, P. van der, 1915: Beiträge zur Kenntnis der holländischen Blattläuse. – Haarlem und Berlin. 600 S.

Gösswald, K., 1932: Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes. – Z. wiss. Zool., **142**, S. 1–156.

Grandi, G., 1921: Intorno al Ciclo biologico dell '*Aploneura lentisci* Pass. (Hem. Hom.), Nota preventiva. – Rend. R. Accad. Naz. Lincei, Roma, class. sci. fis., mat. e nat., **30**, ser. 5, no 3–4, S. 107–110.

Greim, E., 1952: Die Ökologie der Ameisenmilben Frankens. – Dissertation Erlangen.

Heeger, 1858: Zit. nach Lundbeck, W., 1916: Diptera Danica, Genera and Species of flies hitherto found in Denmark. – Copenhagen. Part V. S. 58.

Heinze, K., 1951: Die Überträger pflanzlicher Viruskrankheiten. – Mitt. aus der Biol. Zentralanst. f. Land- u. Forstwirtschaft, H. **71**, 126 S.

Hennig, W., 1953: Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. – Beitr. z. Entomol., **3**, Sonderheft 1953, S. 1–85.

Hering, E. M., 1950: Die Oligophagie phytophager Insekten als Hinweis auf eine Verwandtschaft der Rosaceen mit den Amentiferae. – Proc. 8th. Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 74–79.

— 1952: Probleme der Xenophobie und Xenophilie bei der Wirtswahl phytophager Insekten. – Trans. 9th. Int. Congr. Ent., Amsterdam, S. 507–513.

Herzig, J., 1937: Ameisen und Blattläuse. Ein Beitrag zur Ökologie aphidophiler Ameisen. – Z. ang. Ent., **24**, S. 367–435.

Hille Ris Lambers, D., 1950 a: Hostplants and Aphid Classification. – Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 141–144.

— 1950 b: An apparently unrecorded mode of reproduction in Aphididae. – Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 235.

— 1950 c: On mounting aphids and other soft-skinned insects. – Ent. Berichten N. 298. **13**, S. 55–58.

— 1952: The aphid fauna of Greenland. – Medd. om Grönland **136**, 33 S.

Jancke, O., 1933: Gibt es eine Überwinterungsform der Blutlaus? – Arb. Biol. Reichsanst. **20**, S. 303–330.

Janetschek, H., 1956: Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere (ein Beitrag zur Geschichte der Nivalfauna). – Österr. Zool. Zeitschrift, Bd. **6**, H. 3/5, S. 421–506.

Johnson, C. G., 1954: Aphid migration in relation to weather. – Biol. Rev. Cambridge. Philos. Soc., **29**, S. 87–118.

Jones, Th. H. & Gillette, C. P., 1918: Life history of *Pemphigus populitransversus.* – Jl. agric. Res. **14**, no 13, S. 577—593.

Kaltenbach, J. H., 1843: Monographie der Familien der Pflanzenläuse (Phytophthires), 1. Teil. Die Blatt- und Erdläuse. – Aachen. 223 S.

Kennedy, J. S., 1950: Host finding and Host alternation in Aphids. – Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 423–426.

— & Booth, C. O., 1954: Host alternation in *Aphis fabae.* Sc., changes in the aphids. – Ann. appl. Biol., **41** (1), S. 88–106.

Kloft, W., 1958: Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben. – Z. ang. Ent. (im Druck).

Koch, L. L., 1954–57: Die Pflanzenläuse Aphiden, getreu nach dem Leben abgebildet und beschrieben. – Nürnberg 1857. 3 Lieferungen. 334 S.

Kurir, A., 1949: *Pipiza festiva* Mg. u. *Heringia virens* F., räuberische Syrphiden auf *Pemphigus spirothecae* Pass. – Wien. ent. Rundsch., Wien **1**, no 3, S. 1–4.
Lange, W. H., 1939: Notes on the sugar beet root aphid in California. – Jl. ec. Ent., **32**, no 5, S. 727–728.
— 1944: The effect of the war on truck crop insect control in California. – Jl. ec. Ent., **37**, no 6, S. 734–737.
Malenotti, E., 1924: Infestioni entomatiche a Longio. – Agricoltura Vicentina, no 6, 15 S.
Marchal, P., 1913: Contribution á l'étude de la biologie des *Chermes*. – Ann. Sc. nat. Zool. (9), **18**, S. 153–385.
— 1933: Les aphides de l'orme et leurs migrations. – Ann. Epiphyties **19**, no 4/5, S. 207–329.
Martelli, M., 1950: Contributi alla conoscenza dell èntomofauna del Granoturco *(Zea Mays* L.), II Aphidoidea. – Redia, **35**, S. 257–380.
Martini, Ch., 1957: Auftreten von Weibchen bei der anholozykl. Form von *Rhopalosiphoninus tulipaellus* Theob. – Z. Pfl.-Krankheiten u. Pfl.-Schutz, **64**. Bd., H. 7/10, S. 599–600.
Matsumura, S., 1917: Synopsis of the Pemphigidae of Japan. – Collection of essays for Mr. Yasushi Nawa, Gifu. S. 39–94.
Maxon, A. C., 1916: Some unpublished notes on *Pemphigus betae* Doane. – Jl. ec. Ent., **9**, no 5, S. 500–504.
Meier, W., 1957: Untersuchungen über den Massenwechsel der Erbsenblattlaus und ihre Auswirkungen auf die Bekämpfungsmaßnahmen. – Die Grüne, H. **48**, S. 1349–1352.
Mordvilko, A., 1907: Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt. – Biol. Centralbl. **27**, S. 212–224.
— 1921: Les pucerons des graminées (Aphidodea). – Mitt. Petrograd. Stat. Pflanzensch., **3**, 72 S. (russisch).
— 1923: The wooly apple aphis (*Eriosoma lanigerum* H.) and other Eriosomea. – Proc. Russ. Acad. Sci. S. 40–42.
— 1924 a: On the theory of plantlice migrations. – C. R. Acad. Sc. Russie 1924 (A), S. 141–144.
— 1924 b: Cases of heteroecy in the plantlice resulted of the primary polyphagy. – C. R. Acad. Sc. Russie. 1924 (A) S. 161–162.
— 1927 a: L'anholocyclie chez les Pemphigiens des Pistachiens. – C. R. Acad. Sc. Russie, 1927. S. 295–297.
— 1927 b: Les Pemphigiens des Pistachiens et leurs formes anolocycliques. – Mem. Soc. Zool. France, **28**, S. 61—75.
— 1928 a: Nouvelle contribution à l'étude de l'anholocyclie chez les aphides. *Forda formicaria* Heyden et sa forme anholocyclique. – C. R. Acad. Sci., Paris, 1928, S. 1070–1072.
— 1928 b: The evolution of cycles and the origin of heteroecy (migrations) in plantlice. – Ann. Mag. Nat. Hist., **11**. S. 570–582.
— 1928 c: *Geoica* Hartig and its anholocyclic forms. – C. R. Acad. Sc. URSS. (A), S. 525 bis 528.
— 1929 a: Die anholozyklischen Pistacien-Blattläuse und die Verbreitung der Pistacien in der Tertiärzeit. – C. R. Acad. URSS, (A), S. 61–66.
— 1929 b: Anolocyclic elm aphids *Eriosomea* and the distribution of elms during the tertiary and glacial periods. – C. R. Acad. URSS (A), S. 197–202.
— 1929 c: The root aphid *Trifidaphis phaseoli* Pass. of Cotton, Potato and other cultivated crops (russisch). – Ann. Inst. Exptl. Agron. **7**, no 3/4, S. 339–345.
— 1934: On the evolution of aphids. – Archiv f. Naturgesch. (N. F.) **3**, S. 1–60.
— 1935: Die Blattläuse mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Entstehung. – Ergeb. u. Fortschr. Zool., **8**, S. 36–328.
Mühle, E., 1953: Die Krankheiten und Schädlinge der zur Samengewinnung angebauten Futtergräser. – Leipzig. 167 S.
Müller, F. P., 1954: Holozyklie und Anholozyklie bei der grünen Pfirsichblattlaus, *Myzodes persicae* Sulz. – Z. ang. Ent., **36**, (4), S. 370–380.
Müller, H. J. & Unger, K., 1951: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber *Doralis fabae* Sc. I. Der Verlauf des Massenwechsels von *Doralis fabae* Sc. in Abhängigkeit vom Witterungsverlauf 1949 in Quedlinburg. – Der Züchter, **21**, H. 1–3, S. 1–44.
Müller, H. J., 1957: Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung bei Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* (Hom. Auchenorrhyncha). – Zool. Jb. Syst., **85**, H. 4/5, S. 317–430.
Müller, H., 1956: Der Massenwechsel einiger Honigtau liefernder Baumläuse im Jahre 1954. – Insectes sociaux **3**, S. 75–91.

Neuhaus, W., 1952: Der Einfluß des Zwischenwirts auf die Gestalt der Cerkarien von *Trichobilharzia szidati* und ihre systematische Kennzeichnung. – Zool. Anz., **148**, S. 275 bis 285.
Nixon, B. A., 1952: The association of ants with aphids and coccids. – Commonwealth Institute of Entomology, London. 36 S.
Oberdorfer, E., 1949: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. – Stuttgart. 411 S.
Osche, G., 1952: Systematik und Phylogenie der Gattung *Rhabditis* (Nematoda). – Zool. Jahrb. (System.), **81**, S. 190–280.
Parker, J. R., 1915: Influence of soil moisture upon the rate of increase in Sugar-Beet Root-Louse colonies. – Jl. Agric. Res., Washington, **4**, no 3, S. 241–250.
— 1918: The life history and habits of *Cloropisca glabra* Mg., a predaceous Oscinid (Chloropid). – Jl. ec. Ent., N. H. **9**, no 4, S. 368–380.
Peus, F., 1928: Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore. – Z. Morph. Ök. Tiere., **12**, S. 533–683.
Quednau, W., 1954: Monographie der mitteleuropäischen *Callaphididae* (Zierläuse) unter besonderer Berücksichtigung des ersten Larvenstadiums. I. Die Junglarven des ersten Stadiums der mitteleuropäischen Callaphididae. – Mitt. Biol. Zentralanst. f. Land- u. Forstwirtsch. H. **78**, 61 S.
Remane, A., 1956: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. – Leipzig, 364 S.
Rensch, B., 1954: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 2. Aufl. Stuttgart. 436 S.
Roberti, D., 1938: Contributi alle conoscenza degli Afidi d'Italia. I. I Pemphigini del Pioppo. – Boll. Lab. Zool. gen. e agr., Portici, **30**, S. 169–238.
— 1939: I Fordini. – Boll. Lab. Ent. Agr., Portici, **3**, S. 34–104.
Schilder, F. A., 1947: Methoden der Biostatistik. – Biol. Zentralbl., **66**, S. 186–197.
Schmutterer, H., 1952: Die Ökologie der Cocciden (Homopt., *Coccidoidea)* Frankens. – Z. ang. Ent., **33**, S. 369–420, 543–584, **34**, S. 65–100.
Schmidt, H., 1952 a: Zur Kenntnis der Wurzellaus *Paracletus cimiciformis* Heyd., ein parasitär angepaßter Ameisengast. – Z. Parasitenkunde. **15**, S. 283–289.
— 1952 b: Untersuchungen zur Trophobiose der Ameisen, 1. Mitt.: Morphologie und Ökologie des perianalen Haarkranzes der Aphiden. – Z. Morph. Ökol. Tiere., **41**, S. 223–246.
Schneider-Orelli, O., 1916: Untersuchungen über die Blutlaus *(Schizoneura lanigera* H.). – Mitt. schweiz. ent. Ges., **12**, S. 336–338.
Schouteden, H., 1902 a: Les aphides radicicoles de Belgique et leurs fourmis. – Ann. Soc. Ent. Belg., **46**, S. 136–142.
— 1902 b: Aphidologische Notizen. – Zool. Anz., **25**, S. 654–657.
Schumacher, F., 1919: *Leucopis nigricornis* Egg., eine in Schild- und Blattläusen parasitierende Fliege. – Z. wissenschaftl. Insektenbiol., **14**, no 11/12, S. 304–306.
— 1921: Aphidologische Notizen. – Zool. Anz., **53**, S. 281–284.
— 1923: *Paracletus cimiciformis* Heyd., die *Tetramorium*-Wurzellaus. – Dtsch. Ent. Z., **4**, S. 401–410.
Schütze, K. T., 1936: Blattlausfeinde. – Isis Budissina, **13**, S. 138–141, Bautzen.
Sedlag, U., 1953: Wurzelläuse an Futter- und Zuckerrüben. – Anz. Schädlingsk., **26**, (4), S. 51–52.
Shull, F., 1932: Clonal differences and clonal changes in the aphid *Macrosiphum solanifolii.* – The American Naturalist, **66**, S. 385–419.
Stammer, H. J., 1957: Die Bedeutung der Larvalsystematik für die Entomologie. – Ber. 8. Wanderversammlung deutscher Entomologen, München, S. 151–153.
Theobald, F. V., 1913: First list of aphids found with *Myrmica.* – Ent. Rec., **25**, S. 48–55.
— 1915: New myrmecophilous aphids. – Ent. Rec., **27**, S. 52–55.
— 1916: Notes on Aphididae found in ant's nests. – Entom., **49**, S. 49–52.
— 1925: Aphides attacking vegetables and market-garden crops. – Jl. R. Hortic. Soc., **1**, pt. 1, S. 28–45.
— 1926–29: The plantlice or Aphididae of Great Britain. – London, Part III: 1929, 164 S.
Tischler, W., 1949: Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. – Braunschweig. 220 S.
Tullgren, A., 1909: Aphidologische Studien I. – Arkiv. Zool., **5**, 190 S.
— 1925: Aphidologische Studien II. – Centralanst. Försökväs. pa Jordbruksom. ent. Avd., **44**, 70 S.
Wagner, W., 1955: Die Bewertung morphologischer Merkmale in den unteren taxonomischen Kategorien, aufgezeigt an Beispielen aus der Taxonomie der Zikaden. – Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., **53**, S. 75–108.

Waldhauer, W., 1953: Über Rassendifferenzierung im Formenkreis der grünen Pfirsichblattlaus *(Myzodes persicae* S.). – Nachrichtenbl. dtsch. Pfl.-Schutzdienst, **32**, S. 95–99.
Webster, F. M., 1907: The corn-leaf aphis and corn-root aphis. – US.-Department of Agricult., Bureau of Ent., Circular **86**, 13 S.
Wellenstein, G., 1930: Beiträge zur Systematik und Biologie der Rindenläuse *(Lachninae)*. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **17**, no 4, S. 737–767.
— 1952: Zur Ernährungsbiologie der roten Waldameise *(Formica rufa* L.). – Z. Pfl.-Krankheiten u. Pfl.-Schutz, **59**, H. 11/12, S. 430–450.
Wichmann, H. E., 1955: Das Schutzverhalten von Insekten gegenüber Ameisen. – Z. ang. Ent., **37**, (4), S. 507–510.
Yakhontov, V. V., 1938: Note sur *Alophila combustella* H. – S. (Lep.) se nourissant des pucerons sur le pistachier (russisch). – Bull. Soc. Nat. Moscow, Sect. Biol., **47**, no 4, S. 279–284.
Zweigelt, F., 1918: Biologische Studien an Blattläusen und ihren Wirtspflanzen. – Verh. zool. bot. Ges. Wien, **68**, S. 124–142.
— 1929: Gallenbildung und Spezialisation. – Verh. dtsch. Ges. ang. Ent., 7, München, S. 62–76.

Nachtrag

Eine eingehende Untersuchung der im Iran auf *Pistacia* lebenden Fordinen erfolgte neuerdings durch Davatchi, A. G., 1958: Étude biologique de la faune entomologique des *Pistacia* sauvages et cultivés. – Rev. path. veg. ent. agr. France, **37**, S. 85–146. In der vorliegenden Veröffentlichung war eine Berücksichtigung dieser Arbeit, die ausführliche Angaben über die Hauptwirtsgenerationen der Fordinen bringt, nicht mehr möglich.

Zur Ökologie schädlicher Erdraupen der Gattung Euxoa Hb. 1821 (NOCTUID., Lep.)

Von Karl-Günther Adlung, Budenheim/Rhein

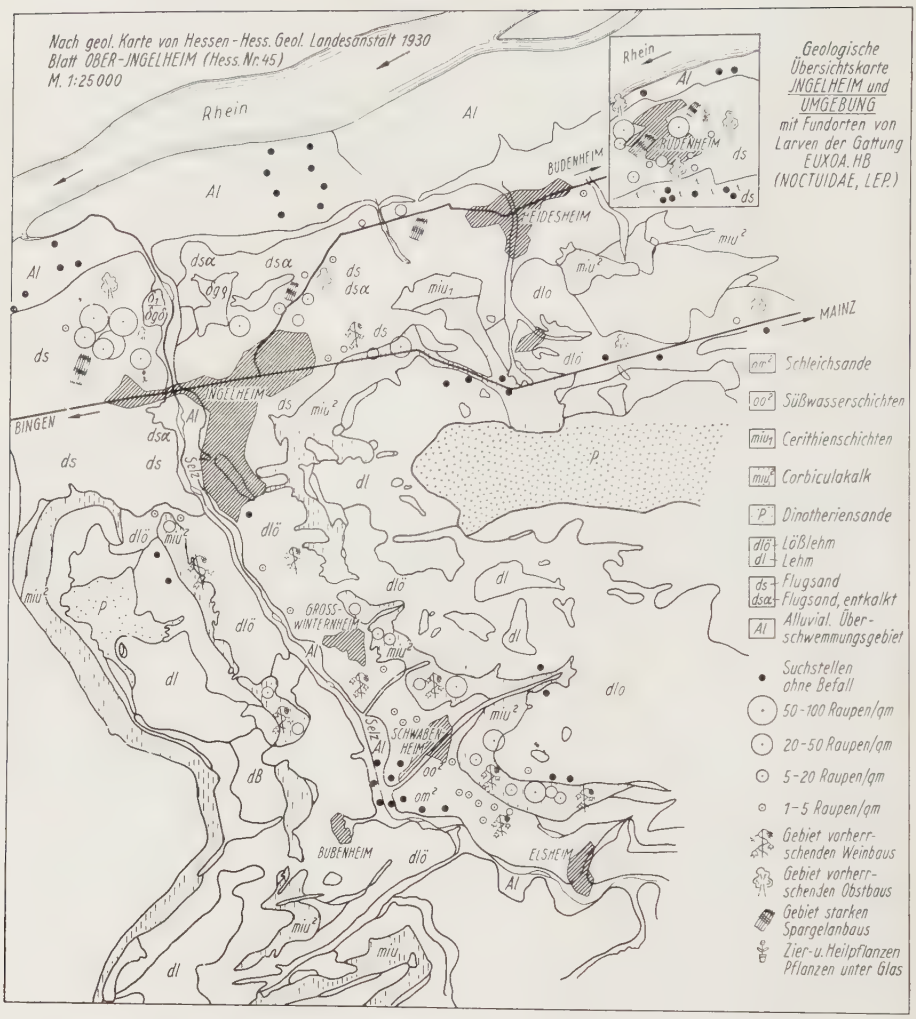
Einleitung

1953 und in den Folgejahren wurden im nördlichen Rheinhessen Noctuiden-Larven festgestellt, die durch Fraß an verschiedenen Kulturpflanzen, insbesondere Wein und Spargel, empfindlichen Schaden anrichteten. In einer umfassenden Arbeit untersuchten wir die Biologie und Lebensweise dieser Schädlinge, die als *Euxoa aquilina* Schiff., *Euxoa nigricans* L. und *Euxoa tritici* L. bestimmt werden konnten (1). Da das Auftreten der Erdraupen stets an bestimmte Biotope in dieser alten Kulturlandschaft gebunden war, untersuchten wir auch die ökologischen Verhältnisse, die für das Auftreten und die Entwicklung der Schädlinge maßgebend waren. So sollen in dieser Arbeit die Beziehungen von Boden, Pflanzenwuchs und Kleinklima auf die im bzw. am Boden lebenden Larven der drei *Euxoa*-Arten in erster Linie berücksichtigt werden.

An dieser Stelle möchte ich der Firma C. H. Boehringer Sohn, Ingelheim/Rhein für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Pflanzenschutzlaboratorium der Wissenschaftlichen Abteilung, Herrn Privatdozent Dr. W. Madel für die Anregung und Förderung der Arbeiten und Herrn Prof. Dr. F. Schaller (Zoologisches Institut der T. H. Braunschweig) für wertvolle Hinweise danken. Freundliche Unterstützung durch Nachbestimmung von Insekten und Pflanzen fand ich bei Herrn Prof. Dr. G. de Lattin, Hamburg, und Dr. J. Weismantel, Mainz. Weitgehendes Entgegenkommen zeigte Herr A. Schmitt, Schwabenheim, der dankenswerterweise Weinbergsgelände für unsere Untersuchungen zur Verfügung stellte.

Biologie und Lebensweise der drei Euxoa-Arten

Die in Zeichnung und Färbung sehr variablen Falter von *Euxoa aquilina*, *E. nigricans* und *E. tritici* fliegen in den Monaten Juli–August. Der Flug ist witterungsabhängig, optimal sind Windstille, bedeckter Himmel und Temperaturen über 15° C. Die Hauptflugzeit liegt zwischen 21.30 und 23.00 Uhr. Nach der Kopulation (Abbildung 4) legen die Weibchen die Eier (im Labor etwa 200) unter nähmaschinenartigen Bewegungen des Abdomens dicht unter die Oberfläche des Bodens. Dieser muß trocken, leicht und locker sein. Die Eier benötigen eine äußerst lange Diapause und ruhen über Herbst und Winter im Boden. Eine deutliche Differenzierung des Embryos im Ei wird erst im März des der Ablage folgenden Jahres beobachtet. Die Untersuchungen über die drei genannten Arten ergaben, daß sich diese in ihrer Biologie und Lebensweise glichen. Die Larven schlüpfen Anfang bis Mitte April. Sie häuten sich konstant viermal. Nach der Verpuppung in der zweiten Mai- und ersten Junihälfte schlüpfen die Falter in der zweiten bis dritten



Geol. Übersicht des nördl. Rheinhessens mit Raupenvorkommen

Juliwoche. Bis zur zweiten Häutung fressen die Junglarven auch tagsüber an Ackerunkräutern, danach nur noch nachts. Tagsüber halten sich die Raupen im Boden auf. Versuche zur Umstimmung dieser Tagesrhythmik gelangen nicht (1, 2). Abbildung 1–6.

Die Landschaft

Das nördliche Rheinhessen bildet den Übergang von der Oberrheinischen Tiefebene zum Mittelrheingebiet. Die jährliche Niederschlagsmenge ist sehr gering und liegt bei 500 mm im Jahr. In den Beobachtungsjahren waren die Frühjahrsmonate besonders trocken (1).

Längs des Rheins verläuft ein breiter Streifen alluvialer Flußanschwemmungen, der fast alljährlich vom Hoch- oder Grundwasser überflutet wird. Hier liegen Auwälder, Wiesen und zum großen Teil auch Felder mit Obst, Gemüse, Getreide, Rüben, Kartoffeln und Spargel. An diesen Streifen schließt sich eine große wellige Ebene an, das für diese Gegend charakteristische Flugsandgebiet. Bei den Flugsanden handelt es sich um diluviale Anwehungen, die zum größten Teil stark kalkhaltig sind, teilweise auch ausgewaschen und entkalkt. Dieses Flugsandgebiet trägt den Großteil des nordrheinhessischen Obst- und Spargelanbaus. Der Boden ist stark wasserdurchlässig und deshalb den größten Teil des Jahres an der Oberfläche staubtrocken. Auf den Obstfeldern fehlen mit Ausnahme von Beerenobst durchweg die Unterkulturen. An ihre Stelle tritt ein schütterer Unkrautwuchs. Nach Süden wird die Ebene durch Höhen begrenzt, die wie die Höhen des Selztales aus tertiären Kalken aufgebaut sind. Als Grundelement sind hier die Corbicula-Kalke zu nennen. Die Hänge dieser Höhen, besonders nach dem Selztal hin, sind stark mit Löß der rheinhessischen

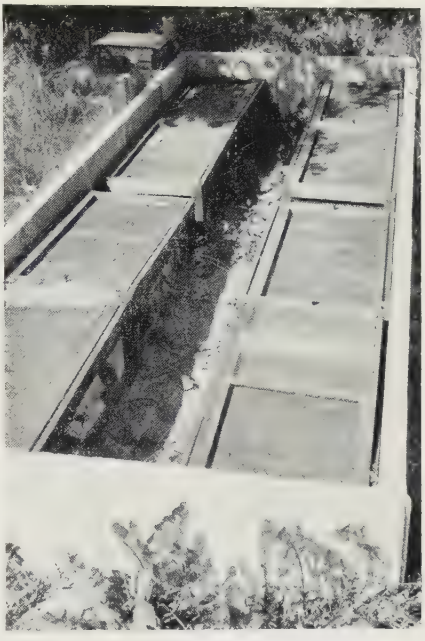


Abb. 1. Zuchtkästen im Freiland.
(Werkfoto CHBS)

Abb. 2. Imago von *Euxoa aquilina* SCHIFF.
(Werkfoto CHBS-Broszkus)

Abb. 3. Imago von *Euxoa tritici* L.
(Werkfoto CHBS-Broszkus)

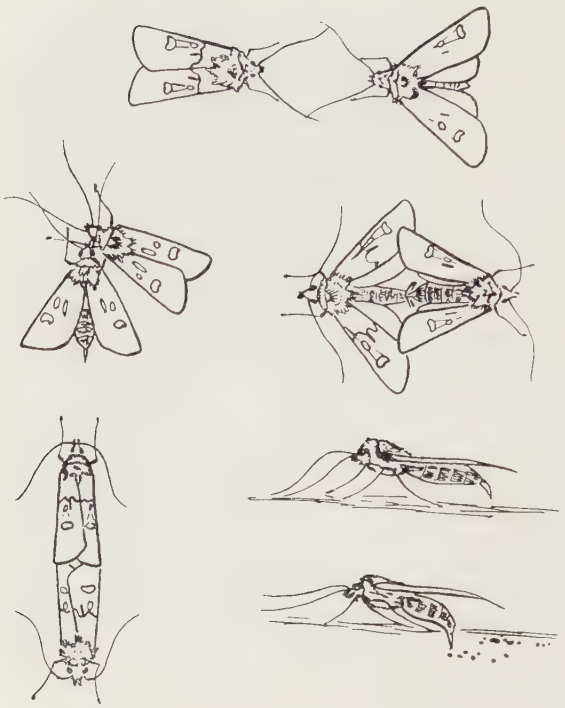


Abb. 4. Kopulation und Eiablage von *Euxoa sp.* (Zeichn. Verfass.)

Hochebene überweht. Eingestreut sind kalkige Mergel, mergelige Kalke, tonige und kiesige Stellen sowie Lehm (sog. Hundsletten). Höhenzüge dieser Art sind der Rabenkopf bei Heidesheim, der Gau-Algesheimer Kopf (Waldeck) bei Ingelheim und Gau-Algesheim sowie der Laurentienberg bei Ockenheim. Das zu diesem Gebiet gehörige Selztal durchzieht etwa in Nord-Süd-Richtung die rheinhessische Hochfläche und tritt bei Nieder-Ingelheim in die Ebene über. Ein schmaler Streifen entlang der Selz besteht ebenfalls aus alluvialen Anschwemmungen. Auf beiden Seiten ziehen sich Lagen von Lößböden, Lößlehm, Schleichsanden (sandigen Mergeln) und Süßwasserschichten (tonigen Mergeln und Süßwasserkalken) hin, die ebenfalls stark von Löß überweht sind. Die Hänge und die das Tal begrenzenden Höhen werden fast völlig von Weinbergen bedeckt. Näher zur Talsohle verschwinden diese (Frostlagen!) und machen Feldern mit Obst, Getreide, Hackfrüchten, Luzerne und Klee Platz. Besonders die Corbiculaschichten sind mit Ausnahme der lehmigen und tonigen Stellen (Chlorose-Böden) sehr wasserdurchlässig und locker (3).

Die Biotope der Raupen

Die Obst- und Spargelfelder der Ebene

Wie bereits beschrieben, werden auf den diluvialen Sandböden außer Spargel und Beerenobst kaum Unterkulturen angebaut. Der trockene Sand ist daher mit einer schütteren und, wo eine Bearbeitung unterblieben ist, auch dichteren Kraut- und Grasdecke bewachsen. Auf diesen extensiv bewirtschafteten, oft mehr oder weniger vernachlässigten Feldern finden sich die Raupen der drei Euxoa-Arten in erstaunlichen Massen. An den Hauptfundstellen ist der Sand nur sehr aufgelockert bewachsen, fleckenweise liegt er völlig frei. Die kleinen, in dieser Jahreszeit noch schwach belaubten Bäume geben kaum Schatten. An Pflanzen fanden sich (in der Reihenfolge der Häufigkeit):

Erophila verna E. M. *(Cruciferae), Erigeron canadensis* L. *(Compositae), Stellaria media* Vill. *(Caryophyllaceae), Diplotaxis muralis* DC. *(Cruci-*

ferae), verschiedene Gräser *(Gramineae), Myosotis intermedia* Link. *(Borraginaceae), Capsella bursa pastoris* Medic. *(Cruciferae), Papaver spp.* L. *(Papaveraceae), Lamium amplexicaule* L. *(Labiatae), Lamium purpureum* L. *(Labiatae), Veronica triphyllos* L. *(Scrophulariaceae), Veronica hederifolia (Scrophulariaceae), Convolvulus arvensis* L. *(Concolvulaceae), Urtica ureus* L. *(Urticaceae).*

Abb. 5. Eier von *Euxoa aquilina* Schiff. 8 Tage nach der Ablage im Labor-Zuchtbehälter. (Werkfoto CHBS-Broszkus)

Abb. 6. Puppe von *Euxoa sp.* in aufgebrochenem Erdkokon. (Werkfoto CHBS-Broszkus)

Diese Pflanzen fanden sich auch auf den zwischen die Obstfelder eingestreuten Spargelanlagen. Die Spargelanlagen werden bei der starken Trockenheit leicht vom Wind angegriffen, und es entstehen Miniaturdünen und kleine Verwehungen. Durch diese wird ständig der Pflanzenwuchs überdeckt, so daß ein meist nur sehr dünner Bewuchs kümmerlicher Pflanzen entsteht. Gräser fehlen hier fast ganz. Mitbeeinflussend für diesen schwachen Pflanzenwuchs ist auch die besonders starke Austrocknung der Spargelböden (große Oberfläche). Auf diesen Sandböden kommen ständig in auffallender Zahl einige Käferarten vor, die die Eigenart dieses Biotops mitcharakterisieren. Beim Antreffen dieser Käfer konnte man fast mit Sicherheit ein gleichzeitiges Vorkommen der *Euxoa*-Larven voraussagen. Neben den ständig auftretenden Laufkäferarten der Gattungen *Carabus* L., *Harpalus Latr., Pterostichus* Bon. und *Cicindela* L. fanden sich überall am Boden *Opatrum sabulosum* L. *(Tenebrionidae), Melanimon tibiale* For. *(Tenebrionidae)* und *Philipedon plagiatus* Schall. *(Curculionidae);* an den Pflanzen ebenfalls *Philipedon plagiatus,* ferner *Crioceris duodecimpunctata* L. *(Chrysomelidae)* und *Crioceris asparagi* L. *(Chrysomelidae)*[1].

Bei der Raupensuche im Sand wurden stellenweise Larven von *Agrotis* segetum Schiff. und *Triphaena pronuba* L. *(Noctuidae),* die im letzten Larvenstadium überwintern, gefunden.

[1] Für die Nachbestimmung der Käfer danke ich Frl. Steffen, Mainz, und Herrn Dr. G. Bodenstein, Ingelheim.

Abb. 7 u. 8. Biotop: Obst- und Spargelfelder bei Nieder-Ingelheim. (Foto Verfass.)

Die Weinberge der Hänge

Neben Weinbergen, die fast völlig frei von jedem Unkrautwuchs gehalten werden, gibt es solche, die besonders stark bewachsen sind. Besonders häufig werden die Larven der drei *Euxoa*-Arten auf solchen Böden gefunden, die wie bei den Obstfeldern der Ebene nur schwachen Pflanzenwuchs aufwiesen. Die großen, pflanzenfreien Stellen des leichten, lockeren und hellfarbenen Kalk-Lößbodens sind sicherlich für die Eiablage der *Euxoa*-Weibchen maßgebend. Der Pflanzenwuchs besteht hier aus (Reihenfolge der Häufigkeit): *Stellaria media* Vill. (Caryophyllaceae), *Cirsium arvense* Scop. *(Compositae), Sonchus spp. (Compositae), Capsella bursa pastoris* Medic. *(Cruciferae), Ornithogalum umbellatum* L. *(Liliaceae), Gagea arvensis* Schultes *(Liliaceae).*

Die Rebstöcke wurden durchweg in einem Abstand von 80 cm gepflanzt, der Reihenabstand beträgt 1,20 m. Die Höhe der Stöcke bei Pfahl- und Drahterziehung beträgt 1,20 bis 1,60 m. Der Boden kann durch die Sonneneinstrahlung sehr stark erwärmt und oberflächlich ausgetrocknet werden. Dies ist besonders zur Zeit der Hauptentwicklung der *Euxoa*-Larven der Fall, da die Rebstöcke noch nicht oder nur schwach belaubt sind. Es herrschen

Abb. 9. Biotop: Weinberge im Selztal. Ertragswingert stark mit Stellaria und Cirsium bewachsen. (Foto Verfass.)

nahezu die gleichen kleinklimatischen Bedingungen wie auf den Obstfeldern der Ebene. Dies zeigt auch das Auftreten einer den Sandfeldern der Ebene ähnliche Arthropodenfauna. Von den Käfern waren am Boden besonders häufig *Opatrum sabulosum* (Tenebr.), *Melanimon tibiale* Fbr. (Tenebr.), *Brachynus crepitans* L. *(Carabidae),* ferner *Trombicula autumnalis* Shaw *(Trombidiidae,* ACAR.). An niedrigen Pflanzen und den Weinstöcken fanden sich *Bytiscus betulae* L. *(Curculionidae)* und *Otiorrhynchus sulcatus* F. *(Curcul.).* Im Boden wurden überwinterte Raupen von *Triphaena orbona* Hübn. und *Triphaena pronuba* L. *(Noctuidae)* gefunden.

Ödflächen

Die zwischen die Obstfelder der Ebene eingestreuten kleinen Ödflächen sind durchweg mit einer dichten verfilzten Pflanzendecke bewachsen. Es kommen hier die gleichen Pflanzen wie in den vorgenannten Biotopen vor, die Zahl der Gräser nimmt jedoch zu, und eine Reihe von Pflanzen kommt hinzu, die nicht als Nahrungspflanzen für die *Euxoa-Raupen* in Frage kommen. Hier sind vor allem folgende zu nennen: *Oenothera biennis* L. *(Oenotheraceae), Cichorium intybus* L. *(Compositae), Artemisia vulgaris* L. *(Compositae),* ferner verschiedene Sträucher, Krüppeleichen und verwilderte Obsthölzer. Der Boden zwischen den Pflanzen ist äußerst hart, die Falter finden keine Gelegenheit zur Eiablage, und die Raupen sind nicht in der Lage, sich in diesen festen Boden einzubohren. Sämtliche Nachsuchen blieben an diesen Stellen ohne Erfolg.

Die in die Anbaugebiete der Weinrebe eingestreuten Ödstellen sind mit Steingeröll, dichtem Gras- und Krautwuchs, ferner Buschwerk und kleinen Bäumen bedeckt.

Auf Kahlstellen im Budenheimer und Gonsenheimer Wald konnten ebenfalls keine *Euxoa*-Raupen festgestellt werden. Obwohl an zahlreichen Stellen der sandige Boden nur von einer dünnen und lückenhaften Pflanzendecke bestanden ist, fehlen auch hier die Hauptfutterpflanzen, die wir aus den

Tabelle 1

Pflanzenart	Pflanzen/qm	Raupen/qm	Raupen: Stellaria + Dipl.
Quadrat 1			
Diplotaxis muralis	15	40	40 : 26 = 1,5
Stellaria media	11		
Lamium spp.	—		
Erophila verna	—		
Myositis intermedia	9		
Convolvulus arvensis	—		
Gräser	41		
Quadrat 2			
Diplotaxis muralis	18	97	97 : 61 = 1,6
Stellaria media	43		
Lamium spp.	1		
Erophila verna	51		
Myosotis intermedia	10		
Convolvulus arvenis	—		
Gräser	10		
Quadrat 3			
Diplotaxis muralis	20	54	54 : 37 = 1,4
Stellaria media	17		
Lamium spp.	2		
Erophila verna	132		
Myosotis intermedia	3		
Convolvulus arvensis	2		
Gräser	—		
Quadrat 4			
Diplotaxis muralis	10	48	48 : 61 = 0,8
Stellaria media	51		
Lamium spp.	—		
Erophila verna	120		
Myosotis intermedia	18		
Convolvulus arvensis	—		
Gräser	20		
Quadrat 5			
Diplotaxis muralis	8	54	54 : 70 = 0,8
Stellaria media	62		
Lamium spp.	—		
Erophila verna	41		
Myosotis intermedia	4		
Convolvulus arvensis	—		
Gräser	40		

Weinbergen und Obstfeldern her kennen. Hier herrschen Gräser vor, ferner *Euphorbia cyparissias (Euphorbiaceae), Erigeron canadensis* L. *(Compositae), Oenothera biennis* L. *(Oenotheraceae)* sowie Heidekraut und Seggen.

Obwohl hier, wie aus den folgenden Abschnitten dieser Arbeit zu entnehmen ist, die günstigsten ökologischen Bedingungen in geologisch-physikalischer Sicht gegeben sind, fehlen durchweg die Larven der behandelten *Euxoa*-Arten. Lediglich auf einer schmalen, langen Lichtung entlang eines Weges bei Uhlerborn fand ich einige Larven von *Euxoa aquilina* an *Erophila verna.*

Tabelle 2

Pflanzenart	Pflanzen/qm	Raupen/qm	Raupen: Futterpflanzen
Quadrat 1			
Veronica spp.	28	13	13 : 63 = 0,2
Lamium spp.	16		
Diplotaxis muralis	8		
Capsella b. p.	11		
Chenopodium sp.	6		
Convolvulus arvensis	6		
Urtica ureus	8		
Quadrat 2			
Veronica spp.	16	10	10 : 31 = 0,3
Lamium spp.	5		
Diplotaxis muralis	6		
Capsella b. p.	3		
Chenopodium sp.	4		
Convolvulus arvensis	9		
Urtica ureus	9		
Quadrat 3			
Veronica spp.	2	6	6 : 11 = 0,6
Lamium spp.	–		
Diplotaxis muralis	1		
Capsella b. p.	8		
Chenopodium sp.	7		
Convolvulus arvensis	1		
Urtica ureus	36		
Quadrat 4			
Veronica spp.	1	4	4 : 4 = 1,0
Lamium spp.	–		
Diplotaxis muralis	3		
Capsella b. p.	–		
Chenopodium sp.	6		
Convolvulus arvensis	2		
Urtica ureus	40		
Quadrat 5			
Veronica spp.	–	1	1 : 1 = 1,0
Lamium spp.	–		
Diplotaxis muralis	1		
Capsella b. p.	–		
Chenopodium sp.	10		
Convolvulus arvensis	2		
Urtica ureus	68		

Population und Pflanzenwuchs

Um die Populationsdichte an einer bestimmten Fundstätte zu bestimmen, wurde eine Fläche von 25 qm abgesteckt, in 25 Quadrate eingeteilt und die 5 Quadrate einer Diagonalreihe ausgezählt. Entweder wurde die obere staubtrockene Schicht des Sandes von Hand nach Raupen abgesucht oder, wenn möglich, die gesamte obere Schicht abgehoben und durchgesiebt. Die Populationsdichte war an einigen Stellen sehr hoch. So wurde als Maximum auf einigen Obstfeldern bei Nieder-Ingelheim eine Zahl von 146 Raupen

auf einem Quadratmeter festgestellt, an einer anderen Stelle, einem gerodeten Obstfeld, waren 126 Raupen und auf einem verwahrlosten Obstfeld 118 Raupen auf einem Quadratmeter.

An anderen Plätzen der Nieder-Ingelheimer Gemarkung sowie in der Schwabenheimer Weinbergslage Geisberg-Kirchenstück waren es zwischen 50 und 100 Raupen. Meist lag die Zahl der gefundenen Raupen in den Weinbergen des Selztales zwischen 5 und 20 Raupen auf den Quadratmeter. Die Lage der Fundorte mit den Populationszahlen ist aus der Karte zu entnehmen. An einzelnen Fundstellen wurde die Zahl der in den Quadraten vorkommenden Pflanzen, ihre Artzugehörigkeit sowie die Zahl der auf dieser Fläche lebenden Raupen festgestellt. Es sollte auf diesem Weg geprüft werden, ob das Vorkommen einzelner Pflanzenarten bestimmend für die Häufigkeit der *Euxoa-Raupen* sei. Tabelle 1 gibt das Ergebnis der Zählungen auf sandigen Obstfeldern bei Nieder-Ingelheim wieder.

Die Raupen, die sich im 3. und 4. Entwicklungsstadium befanden, wurden nach Auszählung und Entfernung der Pflanzen aus der oberen trockenen Bodenschicht ausgesiebt.

Stellaria media und *Diplotaxis muralis* sind also für das Auftreten und die Häufigkeit der *Euxoa*-Arten bestimmend. Je höher die Zahl der Futterpflanzen und je niedriger die Zahl der übrigen Pflanzen ist, desto größer ist das Verhältnis von Raupen zu Futterpflanzen. Bei sehr stark bewachsenen Stellen nimmt die absolute Zahl der Raupen und das Verhältnis zu den Futterpflanzen ab. Auf sehr schwach bewachsenen Stellen mit wenig Futterpflanzen steigt dagegen das Verhältnis besonders an.

Als weitere Beispiele seien hier noch Fundstellen auf sandigen Obstfeldern bei Budenheim angeführt, die mit einer dichteren Pflanzendecke bewachsen waren. Futterpflanze: *Veronica spp., Lamium spp., Diplotaxis muralis* und *Capsella bursa pastoris,* Tab. 2.

Bei gleicher Bodenbedeckung nimmt hier die absolute Zahl der Raupen ab. Die Zahl dieser Pflanzen nimmt von Quadrat zu Quadrat ab, die Raupenzahl ebenfalls. Das Verhältnis Raupe : Futterpflanze steigt jedoch.

Die Nahrung

Obige Tabellen zeigen, daß die *Euxoa*-Arten an einer großen Zahl von Pflanzen fressen. Wie viele andere Noctuiden sind sie sehr polyphag, neben den in folgender Aufstellung angegebenen Pflanzen, an denen Raupen im Freiland gefunden worden waren, nahmen die Schädlinge im Labor noch zahlreiche andere Pflanzen an.

Beobachtete Wirtspflanzen:

Allium cepa L., Schadauftreten
Asparagus officinalis L., Schadauftreten
Beta vulgaris L., Schadauftreten
Brassica oleracea L., Schadauftreten
Capsella bursa pastoris Med., wichtige Futterpflanze
Cirsium arvense Scop., wichtige Futterpflanze
Datura stramonium L., Schadauftreten
Dianthus caryphyllus L., Schadauftreten

Diplotaxis muralis DC., sehr wichtige Futterpflanze
Erophila verna E.M.
Fragaria vesca L., Schadauftreten
Helianthus annuus L., Schadauftreten
Lactuca sativa L., Schadauftreten
Myosotis intermedia Link.
Lamium amplexicaule L.
Lamium purpureum L.
Papaver spp., z. T. Schadauftreten
Sonchus-Arten
Stellaria media Vill., wichtigste Futterpflanze
Veronica hederifolia L.
Veronica triphyllos L.
Vitis vinifera L., Hauptschadauftreten

Mit besonderer Vorliebe fressen die Raupen Knospen und junge Triebe der befallenen Pflanzen. Von größeren Pflanzen werden oft die Stengel an der Basis abgefressen, das Pflänzchen wird in die Erde gezogen, wo die Raupe, dicht unter der Erdoberfläche sitzend, so lange an der Pflanze frißt, bis diese welk geworden ist. Beim Fraß an den Blättern werden zuerst die Ränder der Blattspreiten angefressen. Abbildung 10.

Abb. 10. Fraß von Euxoa an Cirsium. (Zeichn. Verfass.)

Durch diese Beobachtungen angeregt, wurden im Labor Futterwahlversuche durchgeführt, bei denen die Larven neben jungen Weintrieben Kohlpflänzchen, Salat und Vogelmiere erhielten. In einem großen Behälter wurden 4 Glasbehälter im Geviert eingegraben und über jedes Aquarium eine Futterart gelegt. Im Dunklen wurden je Versuch 50 Raupen des 4. und 5. Stadiums eingebracht. Die Bonitierung erfolgte nach 24 Stunden durch Auszählen der in den einzelnen Becken eingegrabenen Raupen und Bewertung der Fraßstärke an den einzelnen Futterarten. Tabelle 3 gibt die Auszählungswerte wieder, Tabelle 4 den Fraß nach Werten von 5 (Kahlfraß) bis 0 (kein Fraß).

Laub und Triebe des Weins wurden deutlich bevorzugt, sie müssen eine besondere anlockende Wirkung haben. In den Weinbergen wurde beobachtet, daß bei fortschreitender Entwicklung der Weintriebe zuerst die Triebspitzen und die Gescheine, später die kleineren Blättchen und zuletzt erst

Tabelle 3

Futterart	Zahl der Raupen in den Einzelversuchen										Gesamt
Miere	8	15	1	7	5	8	10	6	6	5	81
Salat	7	5	9	11	6	3	6	9	10	8	74
Kohl	6	7	8	7	7	4	5	6	3	2	55
Weinlaub	22	18	13	15	20	28	22	18	31	35	222

Tabelle 4

Futterart	Fraßstärke in den Einzelversuchen										∅
Miere	1	1	1	1	1	2	1	3	1	2	1,4
Salat	1	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1,4
Kohl	1	1	2	1	2	0	0	1	2	1	1,1
Weinlaub	5	4	4	4	5	5	5	4	4	5	4,5

größere Blätter angenommen werden. Die Fraßtätigkeit der Raupe vermag, bereits in einer Nacht einen ausbrechenden Trieb zu vernichten. Die Zahl der an einem Stock gefundenen Raupen war aber oft weit größer, teilweise saßen 5–7 Raupen an einem Trieb.

Das Verhalten im Hunger

In zahlreichen Fällen wurden Raupen auf nahezu kahlen Sandflächen angetroffen, dann wieder kommt es vor, daß den Raupen durch bäuerliche Bodenbearbeitung alle Futterpflanzen zerstört werden. Die Tiere müssen also in der Lage sein, eine gewisse Zeit zu hungern.

Abb. 11. Fraßhaltung einer *Euxoa*-Raupe am Haupttrieb eines Weinstockes. (Zeichn. Verfass.)

In Laborversuchen hungerten die Raupen des 4. Stadiums 4 Tage ohne sichtbare Schädigung oder Veränderung bei einer Temperatur von 18 bis 24° C und einer Luftfeuchtigkeit von 50–60 %. Nach 5 Tagen nahmen die Raupen eine Gestalt an, die etwa der der präpupalen Fraßruhe gleicht. Die Raupen sitzen in diesem Zustand vollkommen bewegungslos und führen nur bei Berührung schlagende Bewegungen aus, bei der die vordere Körperhälfte hochgehoben wird, und etwa in einem Winkel von 90 Grad hin und her gewendet wird. Wird zu diesem Zeitpunkt wieder Futter gereicht, nehmen es die Raupen sofort an, nach kurzer Zeit ist die alte pralle Körperform wieder erreicht, und es zeigen sich keine Veränderungen im normalen Entwicklungsverlauf. Werden mehrere Raupen zusammen gehalten, so greifen sie sich nach Ablauf der ersten 4–6 Tage gegenseitig an. Die stärker geschwächten Raupen werden gefressen. Dieser Kanibalismus tritt in Laborzuchten nur bei diesen Hungerversuchen auf. Die Länge der Hungerstarre beträgt bei Laborbedingungen 14–16 Tage. Der Tod tritt nach einer Gesamthungerzeit von 15–20 Tagen fast unmerklich ein.

In weiteren Versuchen wurden Raupen des 5. Stadiums beobachtet. Auch hier zeigten sich während der ersten 4 Tage keine Veränderungen. Kanibalismus trat ebenfalls auf. Die Hungerstarre betrug aber nur 9–10 Tage, nach deren Ablauf sich sämtliche Raupen verpuppten. Die entstandenen Puppen waren völlig normal ausgebildet, ebenfalls die daraus schlüpfenden Falter. Weitere Untersuchungen werden im Abschnitt „Bodenfeuchtigkeit" gebracht.

Im Gegensatz zu anderen Insekten, wie Heuschrecken (4 u. 9) ist die Hungerfähigkeit sehr groß, der Organismus an die extremen Bedingungen auf den Kulturflächen gut angepaßt.

Abb. 12. Fraßschäden von *Euxoa tritici* an Datura im Gewächshaus. (Werkfoto CHBS-Broszkus)

Abb. 13. Zuckerrübenpflanze, durch *Euxoa*-Raupen zerstört. (Werkfoto CHBS-Broszkus)

Abb. 14. 2jährige Junganlage mit Stäuben auf Basis von Lindan-DDT und Phosphorsäureester behandelt — Kahlfraß. (Foto Verfass.)

Abb. 15. 3jähriger Wingert ohne Fraßschäden nach zweimaliger Behandlung mit Kleie-Lindan-Chlordan-Köder. (Foto Verfass.)

Die Beziehung zum Boden

Aus den Ergebnissen zahlreicher Raupensuchen mußte angenommen werden, daß das Vorkommen der *Euxoa*-Raupen nicht nur an das Vorkommen bestimmter Pflanzen, sondern auch an Eigenschaften des Bodens gebunden sein mußte. In manchen Gemarkungen und Lagen fanden wir zahlreiche Raupen, in anderen wieder keine.

Die Bodenarten

Die höchsten Populationsdichten wurden auf den kalkhaltigen Flugsanden bei Nieder-Ingelheim und den lößüberwehten kalkig-mergeligen Weinbergböden des Selztales bei Schwabenheim erreicht (Karte). Diese Böden zeichnen sich vor allem durch starke Wasserdurchlässigkeit, geringe Korngröße (0,1–1,0 mm), geringen Humusgehalt (die Obstfelder erhalten kaum Humusdünger, in den steilen Weinbergslagen werden die humösen Bestandteile des Bodens bei den sommerlichen, starken Gewitterregen leicht ausgewaschen) und gute Durchlüftung aus. Auf den schlecht durchlüfteten, feuchten Chloroseböden des Gau-Algesheimer Kopfes fehlten die *Euxoa*-Raupen fast völlig. Durch den geringen und kümmerlichen Pflanzenwuchs wirkt die Sonneneinstrahlung stark erwärmend und austrocknend. Bei den beiden hier genannten Bodentypen trocknet schon nach kurzer Zeit die oberste Bodenschicht völlig aus, das Gefüge ist staubartig, sandig und vollkommen locker. Bei den tonig-mergeligen Böden, Lehmlagen und schlecht bearbeiteten Lößlehmböden trocknet die Oberfläche ebenfalls aus, verkrustet aber nach Regenfällen sehr stark und zeigt oft Trockenrisse. In diesen verkrusteten Böden konnten nur in seltenen Fällen einzelne Raupen gefunden werden.

Die Gelegenheit zur Eiablage für den weiblichen Falter ist hier gering, wandernde Raupen finden hier keine Möglichkeit sich einzugraben. In 5 Versuchsreihen sollte geprüft werden, ob bei gleicher Temperatur, Feuchtigkeit und Oberflächenbeschaffenheit die Larven bestimmte Bodentypen bevorzugen. Zu diesem Zweck wurden in 4 gleichgroße Aquarien verschiedene Bodenarten gebracht, die Becken im Geviert in einen Kasten gestellt und gleichmäßig mit Vogelmiere bedeckt. Auf die Oberfläche der 4 Behälter wurden etwa 50 Raupen des 4. und 5. Stadiums gebracht und die ganze Versuchsanordnung verdunkelt. Nach 24 Stunden wurden die einzelnen Aquarien dem Kasten entnommen und die in dem betreffenden Becken eingebohrten Raupen ausgezählt. Verwendung fand lufttrockener kalkhaltiger Dünensand, mergeliger kalkiger Weinbergsgrund mit Löß, humöse Gartenerde und feiner Rheinsand.

Tabelle 5

Bodenart	Versuch 1	2	3	4	5	Gesamt
Dünensand	15	13	18	13	14	73
Weinbergserde	10	19	11	12	16	68
Gartenerde	8	8	6	7	4	33
Rheinsand	12	6	7	13	10	48

Eine größere Anzahl Raupen hatte die Gartenerde aufgesucht, obwohl der starke Gehalt an verrottenden Pflanzenstoffen, Mineraldünger und Torf die Raupen abzuweisen schien. Es müssen demnach für die Bodenwahl verschiedene Faktoren maßgebend sein.

Da bei Bodentieren die Möglichkeit besteht, daß die Korngröße bei der Bodenwahl eine Rolle spielt, wurden in 5 Versuchsreihen 4 verschiedene Korngrößen gesiebten Flußsandes in obiger Versuchsanordnung geprüft.

Die Korngröße hat keinen Einfluß auf die Bodenwahl der Raupen. Zur Prüfung der Bodenwahl unter Freilandbedingungen wurden in Terrarien

Tabelle 6

Korngröße	Raupen
0,1– 0,5 mm	54
0,5– 1,0 mm	56
1,0– 3,0 mm	67
3,0–10 mm	63

(40 × 25 cm) verschiedene Bodenarten – Flugsand, toniger Mergel und leichte humöse Gartenerde – eingebracht. Nach Einpflanzung verschiedener Futterpflanzen, wie Stellaria und Diplotaxis, wurden je Terrarium 40 bis 90 Raupen des 5. Stadiums eingesetzt. 8 Tage nach der Verpuppung wurden die Puppen aus den einzelnen Bodenarten ausgezählt. Die folgende Tabelle zeigt das Ergebnis dieser Auszählung. Die in () gesetzte Zahl bezieht sich auf die Menge der in der betreffenden Bodenart gefundenen toten und verfaulten Puppen.

Tabelle 7

Bodenart	Terrarium 1	2	3	4	5	Gesamt
Sand	32 (1)	28 (2)	40 (2)	33 (3)	48 (–)	181 (8)
Ton. Mergel	2 (1)	8 (16)	3 (–)	6 (6)	10 (8)	29 (31)
Gartenerde	3 (–)	4 (2)	8 (10)	3 (–)	6 (12)	24 (24)

Der Anteil der eingegangenen Puppen ist in den beiden schwereren Böden besonders hoch (etwa 50 %), wahrscheinlich infizieren sich bereits die zur Verpuppung schreitenden Raupen. Der Flugsandboden wurde deutlich bevorzugt. Die Zahl der eingegangenen Raupen ist hier niedrig (etwa 5 %).

Aus den Ergebnissen dieser Versuche sowie aus Freilandbeobachtungen geht hervor, daß neben dem Nahrungsfaktor und der Bodenart kleinklimatische Bedingungen eine große Rolle spielen.

Die Bodenfeuchtigkeit

Die Raupensuchen auf den Sandfeldern Ingelheims, Heidesheims und Budenheims sowie den Weinbergen des Selztales ergaben, daß die Larven sich stets in der staubtrockenen Bodenschicht, nie aber in der darunterliegenden feuchten Schicht aufhielten. Die Dicke der trockenen Schicht wechselt, sie ist abhängig vom Pflanzenwuchs, von der Beschattung, von der Stärke und Dauer der Sonneneinstrahlung, den Niederschlägen und der geologischen Eigenart des Bodens. Einen langsamen Übergang von staubtrockener in

Tabelle 8

Fundort	Bodentyp	° C — 2 cm	Trockenschicht	Grabtiefe	Bemerkung
Obstfeld	Flugsand	18,5	6 cm	3 cm	kahl, sonnig
Obstfeld	Flugsand	18,0	4 cm	3 cm	Krautschicht
Obstfeld	Flugsand	18,0	3 cm	2 cm	Schatten
Obstfeld	Flugsand	17,6	2 cm	1 cm	Schatten
Obstfeld	Flugsand	18,0	7 cm	6 cm	sonnig
Weinberg	ton. merg.	16,5	0 cm	0 cm	sonnig
Weinberg	kalkmerg.	18,0	4 cm	3 cm	sonnig
Weinberg	kalkmerg.	17,2	1 cm	0–1 cm	verkrustet
Weinberg	kalkmerg.	18,3	2 cm	1 cm	Krautschicht

feuchte Erde auf den untersuchten Böden gibt es nicht. Beide sind scharf getrennt. Die vorliegenden Untersuchungen wurden an solchen Tagen vorgenommen, an denen die Tagestemperaturen niedrig lagen, um so eine etwaige Beeinflussung der Raupen durch Temperatureinflüsse auszuschalten. Die Bodentemperatur in 2 cm Tiefe betrug bei allen Messungen etwa 16–18° C. Tabelle 8 gibt die Grabtiefe der gefundenen Raupen sowie die Tiefe der trockenen Bodenschicht wieder.

Die Grabtiefe der Raupen hängt hier also von der Dicke der lufttrockenen Schicht ab. In keinem der untersuchten Fälle drangen die Raupen in die feuchte Bodenschicht ein. Die größte Grabtiefe betrug 6 cm. Zur experimentellen Nachprüfung dieses Verhaltens wurde folgender Versuch durchgeführt.

In 4 Glaszylinder von 10 cm Durchmesser wurde zu einem Drittel feuchter Sand (5 Vol.-% Wasser) eingefüllt, über diese Schicht wurden verschieden dicke Lagen staubtrockenen Sandes gefüllt. In 10 Wiederholungen wurden je Zylinder 3 Raupen eingesetzt und nach 24 Stunden die Grabtiefe gemessen. Tabelle 9 gibt eine Übersicht über die Grabtiefen der Raupen. In allen Wiederholungen war die Grabtiefe gleich, die Temperatur während des Versuchs betrug 22–24° C.

Tabelle 9

Trockener Sand	Grabtiefe	Bemerkungen
1 cm	1–2 cm	Trockenschicht zu dünn
3 cm	1–3 cm	Raupen z. T. an der Grenze
5 cm	1–4 cm	
7,5 cm	1–6 cm	6 cm größte Grabtiefe

In den Laborversuchen war die 1 cm dicke Schicht trockenen Sandes nicht ausreichend. Die Raupen drangen in die feuchte Schicht ein, der größte Teil wurde geschädigt und ging ein.

Der Versuch zeigt, daß die Bodenfeuchtigkeit mitbestimmend für die Grabtiefe der Raupen ist, und daß feuchte oder nasse Böden für die *Euxoa*-Larven lebensfeindlich sind. Ein feuchter Weinberg oder Acker wird deshalb stets frei von Raupen oder nur schwach befallen sein. Durch die Feuchtigkeit werden die Raupen an die Erdoberfläche getrieben, wo sie sehr leicht Feinden zum Opfer fallen (Stare, Krähen). In der nassen Umgebung treten leicht Bakterien- und Pilzkrankheiten auf, die in kürzester Zeit eine Population zusammenbrechen lassen.

Zur Bestätigung dieser Beobachtungen wurden in Laborversuchen *Euxoa*-Larven des 4. und 5. Stadiums auf ihr Verhalten zu verschieden feuchtem Sand geprüft. Als Versuchsanordnung dienten wieder 4 Glasbecken, die im Geviert aufgestellt wurden. Jedes Becken wurde bis zum Rande gefüllt, so daß eine ebene Sandfläche, die aus Quadraten verschiedener Feuchtigkeit bestand, entstand. Es kamen folgende Feuchtigkeiten zur Anwendung: Wasser auf Sand – 2,5 Vol.-%, 7,5 Vol.-%, 15 Vol.-% und lufttrocken. In jedem Versuch wurden etwa 40 Raupen angesetzt. Die gesamte Versuchsanordnung stand völlig dunkel. Nach 24 Stunden wurde die Zahl der in den einzelnen Becken eingegrabenen Raupen festgestellt.

Die Mehrzahl der Raupen wählte den völlig trockenen Sand. Ein größerer Teil drang in den zu 2,5 Vol.-% feuchten Boden ein. Der größte Teil der

Tabelle 10

Wasser in Vol.-%	Auszählung bei 10 Einzelversuchen										Gesamt
0	15	22	22	20	30	24	27	26	19	21	226
2,5	13	7	6	4	9	5	10	11	4	9	78
7,5	3	5	5	3	4	5	5	2	3	1	36
15,0	2	4	3	1	2	–	1	–	–	3	16

in die feuchten Teile eingedrungenen Raupen zeigte bereits nach kurzer Zeit Schädigungen und ging innerhalb der folgenden 48 Stunden ein.

Auf Grund der Lebensweise auf extrem trockenen Böden und der großen Hungerfähigkeit muß der Verdunstungsschutz groß sein, besonders wenn die Zufuhr wasserhaltiger Nahrung unterbleibt. Bodenheimer (4) untersuchte bereits die Hungerfähigkeit und den Gewichtsverlust beim Hunger in Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit an Wanderheuschrecken. Die Hungerfähigkeit war sehr gering und der Gewichtsverlust bis zum Tode sehr groß, besonders in trockener Luft. Die Heuschrecken zeigten also kein für Steppentiere typisches physiologisches Verhalten, keine besondere Anpassung an Trockenheit. In Hygrostaten stellten wir die Hungerfähigkeit und den Gewichtsverlust von *Euxoa*-Larven bis zum Tode fest. Zur Erhaltung einer bestimmten Luftfeuchtigkeit wurden Salzlösungen nach Tischler (5) verwandt. Für jede Feuchtigkeit wurden je 3 Raupen in 10 Wiederholungen geprüft. Tabelle 11 gibt die Zahl der Tage an, in denen die Raupen (4. Stad.) keinerlei Schädigungen zeigten, die Dauer der Hungerstarre und die Gesamt-Hungerzeit bis zum Tode. Der Streuwert aller Versuche betrug 3 Tage.

Die Hungerfähigkeit bei einer sehr niederen Luftfeuchtigkeit (unter 50%) ist geringer als bei höherer Feuchtigkeit. Die Zeit der Hungerstarre wird dabei besonders stark verkürzt.

Tabelle 11

Feuchte	ungeschädigt	Starre	Tod nach
100 %	3 Tage	17 Tage	20 Tagen
55–60 %	3	17	20
30–40 %	3	11	14
15 %	2	9	11

Bei einem weiteren Versuch wurden je 10 Raupen in einer Feuchtigkeit bis 15 % und bei 100 % ohne Nahrung gehalten (einzeln). Da sich stets ein Teil der Raupen verpuppte, mußte die Versuchsreihe mehrere Male wiederholt werden. Nach dem Tode der Raupen wurde der Gewichtsverlust festgestellt.

Der Gewichtsverlust in trockener und feuchter Luft war gleich. Ein Teil des Gewichtsverlustes ist auf die starke Kotabgabe während des ersten Hungertages zurückzuführen. Das Gewicht der toten Raupen entspricht praktisch dem Gewicht einer Puppe. Der Verdunstungsschutz ist also sehr groß. Die Temperatur betrug im Laufe des Versuches 22–24° C.

Gewicht a	100 % Feuchte Gewicht b	Verlust	Gewicht a	15 % Feuchte Gewicht b	Verlust
700 mg	229 mg		544 mg	183 mg	
720	234		756	229	
646	212		598	231	
615	195		687	201	
605	220		713	265	
565	199		698	234	
696	249		701	210	
564	188		588	199	
605	203		666	207	
643	228		532	175	
636 ∅	216 ∅	66 %	648 ∅	213 ∅	67 %

Tabelle 12

Die Bodentemperatur und die Wanderung im Boden

Neben der Bodenfeuchtigkeit erwies sich die Bodentemperatur als wichtiger Faktor für die Grabtätigkeit der *Euxoa*-Larven. Da die Mehrzahl der Raupen in solchen Böden und an solchen Stellen aufgefunden wurde, die sich unter dem Einfluß der Sonnenstrahlen extrem erwärmen und Temperaturen erreichen, die für tierisches Leben schädlich sind, ist anzunehmen, daß die Raupen entweder einen besonderen Wärmeschutz besitzen oder Ausweichbewegungen im Boden durchführen. Freilandbeobachtungen zeigten, daß in stark erwärmten Böden die Raupen innerhalb der trockenen Erdschicht bestimmte Temperaturbereiche aufsuchen. Die folgende Tabelle zeigt die Art der Fundorte, Oberflächentemperatur des Bodens, Grabtiefe der Raupen und die Temperatur in dieser Tiefe.

Bei sehr hohen Bodentemperaturen sitzen die Raupen direkt an der Grenze zwischen Trockenschicht und dem feuchten Boden. An dieser Grenze liegen die Temperaturen unter denen der trockenen Sandschicht. Es entsteht ein Temperatursprung, der 5–7 Grad betragen kann. Bereits Geiger (6) weist auf das Temperaturgefälle vom trockenen in den feuchten Boden hin. Er erwähnt auch den starken Einfluß der Bodenbewachsung auf die Wärmegestaltung des Substrats. Ein geringer Pflanzenwuchs schränkt bereits Extreme in der Ausbildung von Bodentemperaturen ein. So stellte er in einer Tiefe von 2 cm unter nacktem, lehmigem Sand 25° C fest, an einer anderen Stelle, benachbart, mit wenigen Gräsern bewachsen, 23,6 Grad und unter geschlossener Grasnarbe nur 12,3 Grad, Tab. 13.

Unter kleinen Miere- und *Diplotaxis*-Pflanzen lag die Temperatur weit unter der der Umgebung. An den einzelnen Pflanzen fanden sich deshalb oft bis zu 15 Raupen, die hier vor der Wärme Schutz suchten. Dürftiger Erophila-Bewuchs bot dagegen in keinem der untersuchten Fälle ausreichenden Schutz. In mehreren Fällen suchten die Raupen die Grenze zur feuchten Bodenschicht auf.

Im Labor wurde der Einfluß der Temperatur experimentell nachgeprüft. Ein großes Rundgefäß wurde 12 cm hoch mit trockenem Sand gefüllt. Nach Einsetzen von 20 Raupen je Versuchsreihe wurde der Sand von oben mittels einer Heizlampe erwärmt, die Temperatur in Tiefenabständen von 2 cm gemessen und die Grabtiefe der Raupen festgestellt. Als Kontrolle diente ein gleichartiger Behälter, der nicht erwärmt wurde. Die Raupen suchten hier

stets eine Tiefe von 4–6 cm auf. Tabelle 14 zeigt die Grabtiefe bei 3 Einzelversuchen.

Tabelle 13

Fundort	Bemerkung	trocken	0C — 1cm	Grabtiefe	0C in Grabtiefe
Spargelfeld	sonnig	5 cm	19,2	2 cm	19,2
Obstfeld	sonnig	3 cm	20,8	1 cm	20,7
Obstfeld	sonnig	1 cm	16,6	0 cm	16,9
Obstfeld	sonnig	3 cm	24,5	1 cm	24,5
Obstfeld	sonnig	6 cm	27,0	5 cm	20,4
Wingert	sonnig	0–1 cm	15,5	0–1 cm	15,3
Garten	sonnig	6 cm	36,0	6 cm	29,4
Wingert	sonnig	4 cm	15,2	1 cm	15,2
Wingert	verwachsen	4 cm	29,5	2 cm	23,1
Wingert	sonnig	8 cm	22,5	2 cm	22,4
Rübenfeld	schattig	4 cm	14,8	1 cm	14,8
Obstfeld	schattig	5 cm	13,4	1 cm	13,4
Obstfeld	sonnig	9 cm	42,3	9 cm	26,9
Obstfeld	sonnig	8 cm	39,4	8 cm	27,1
Wingert	sonnig	7 cm	33,8	7 cm	23,7
Wingert	verwachsen	8 cm	40,4	2 cm	26,0
Obstfeld	verwachsen	6 cm	38,1	1 cm	25,9
Obstfeld	fast kahl	7 cm	37,0	7 cm	24,1

Tabelle 14

Tiefe	Versuch 1		Versuch 2		Versuch 3	
	0C	Grabtiefe	0C	Grabtiefe	0C	Grabtiefe
0 cm	38,2		42,5		34,0	
2 cm	34,5		38,9		32,2	
4 cm	33,7		36,4		29,8	
6 cm	30,9		32,1		26,1	6–8 cm
8 cm	29,5	7–9 cm	30,2		22,0	
10 cm	28,1		29,0	10–12 cm	21,8	
12 cm	27,7		28,2		21,8	

Diese Ergebnisse bestätigen die im Freiland gemachten Erfahrungen. Eine Ortsveränderung als Anpassung an Klimaveränderungen wurde schon bei zahlreichen anderen Bodentieren beobachtet (7, 8, 9).

Das Verhalten bei hohen Temperaturen

Die bisherigen Versuche und Beobachtungen zeigen, daß die Raupen Temperaturen bis 30° C vertragen können. Es soll nun untersucht werden, welche Wärmegrade die Tiere maximal ertragen können, und welches Verhalten sie bei höherer Temperatur zeigen, wenn die Möglichkeit eines Ausweichens in kühlere Bodenschichten nicht gegeben ist.

Ein Metallgefäß wurde 10 cm hoch mit feinem Sand gefüllt, von unten gleichmäßig erwärmt. Bei jeder Versuchswiederholung wurden 10 Raupen des 5. Stadiums aufgesetzt. Tabelle 15 gibt die Ergebnisse wieder, die aus 10 Versuchsreihen gewonnen wurden.

Der Gesamtablauf eines Versuches nahm etwa eine Stunde in Anspruch. Werden Raupen längere Zeit Temperaturen über 40 Grad ausgesetzt, treten

Schädigungen, Hitzestarre und der Tod ein. Zur Entwicklungszeit der *Euxoa*-Larven konnten derart hohe Temperaturen in den von den Raupen aufgesuchten Bodenschichten niemals gemessen werden. Zur Verpuppung wird eine Bodentiefe gewählt, in der diese Temperaturen niemals auftreten können. Wurden die Tiere in einer flachen Schale (mit Sand gefüllt) der Sonne ausgesetzt, so fielen sie bei Temperaturen über 35° C in eine Wärmestarre, bei Temperaturen über 40° C traten die in Tabelle 15 beschriebenen Schädigungserscheinungen auf.

Tabelle 15

Temp. an Oberfläche	in 2 cm Tiefe	Bemerkungen
22,0	21,0	Alle Raupen graben sich sofort ein
24,0	26,0	desgl., in 6 cm Tiefe
26,0	30,1	desgl., in 2 cm Tiefe
27,0	32,0	desgl., in 2 cm Tiefe, unruhig
31,0	35,9	desgl., Raupen in 1 cm Tiefe
33,0	38,2	desgl., Raupen in 1 cm Tiefe, unruhig
35,0	41,0	Tiere unruhig, in oberster Bodenschicht
38,0	44,1	erste Raupen verlassen den Sand, bohren sich aber wieder ein
42,0	46,0	alle Raupen verlassen den Sand, versuchen sich wieder einzubohren, sehr heftiges Umherlaufen
45,0	47,4	desgl.
51,0	51,0	sehr unruhig, keine Raupe gräbt sich mehr ein
55,0	55,0	desgl.
57,0	57,0	desgl., Raupen versuchen an den Behälterwänden zu entkommen, die ersten Tiere starr, starke Exkretion aus Mund und After. Unkontrollierte Bewegungen, erster Tiere auch bei Berührung starr, Rücken- und Seitenlage
58,0	58,0	starke Dunkelfärbung der Raupen
60,0	60,0	letzte Raupen in Hitzestarre
65,0	70,0	letzte Raupen Dunkelfärbung, starke Exkretion, Körper erschlaffen, erste Raupen tot.
70,0	70,0	alle Raupen tot

Der Temperatursinn der Raupen ist deutlich ausgeprägt. Werden auf den heißen Sand kühle Gegenstände gelegt, etwa ein Stein, so suchen die Raupen diesen sofort auf und klettern daran hoch. Die positiv geotaktische und negativ phototaktische Einstellung der Raupen bewirkt, daß diese erst bei Temperaturen über 40° C den Boden verlassen.

Gegen niedere Temperaturen sind die Raupen wenig empfindlich. Bei nächtlichen Lichtsuchen wurden bei Temperaturen unter 15° C, oft bis 8° C, die Raupen voll aktiv an ihren Wirtspflanzen gefunden.

Der Einfluß des Lichtes

Vom 2. Larvenstadium an beginnend, haben die Raupen das Bestreben, sich bei Lichteinfall in den Bodengrund einzubohren. Sie sind also negativ phototaktisch. Diese Einstellung ist aber nicht allein für das Bestreben sich einzubohren verantwortlich zu machen, denn die im obigen Abschnitt gemachten Beobachtungen zeigen, daß sich die Tiere auch in verdunkelten Behältern

senkrecht in die Erde eingraben. Die Larven sind also auch positiv geotaktisch. Für das Eingraben sind beide Eigenschaften verantwortlich. Wird den Raupen keine Gelegenheit zum Eingraben gegeben, so führen sie auf einer erleuchteten Fläche Suchbewegungen aus. So wurden auf einem sonnenbeschienenen Hof, der keine Möglichkeiten zum Eingraben bot, Raupen gesetzt und ihre Reaktion beobachtet. Beim Umherkriechen versuchen die Raupen unter jeden kleinen Körper, der auf dem Hof liegt (Steinchen, Erdbröckchen) zu kriechen (Skototaxis). Nach durchschnittlich 5 Minuten verlangsamten sich in den Versuchen die Bewegungen der Raupen. Die Sonnentemperatur betrug 36,8 bis 37,5° C. Die Tiere blieben schließlich bewegungslos in Wärmestarre auf dem Boden liegen. Die Marschgeschwindigkeit nach dem Ansetzen betrug bei 10 Raupen:

1/73, 1/74, 1/72, 1/72, 1/73, 1/70, 1/76, 1/72, 1/80 und 1/73 m/sec, nach dem Ablauf der ersten 5 Minuten langsam weniger. Die Raupen sehen kleine am Boden liegende Gegenstände aus einer Entfernung von 10–15 cm und laufen sofort darauf zu. Ist die Möglichkeit, sich an dieser Stelle zu verstekken, nicht gegeben, werden die Suchbewegungen weiter fortgesetzt.

In Laborversuchen wurden Raupen des 5. Stadiums auf angestrahlte weiße Pappteller gesetzt. Die Larven versuchen hier, ohne besondere Suchbewegungen auszuführen, sofort über den Rand des Tellers hinaus den dunklen Bereich des Labortisches zu erreichen. Wurden einzelne kleine Steinchen auf dem Teller verteilt, suchten die Raupen diese zuerst auf. Nach vergeblichen Versuchen, sich darunter zu verstecken, suchten sie wieder über den Tellerrand hinaus zu entkommen. Wurden die Steine durch auf Pappe gemalte schwarze Flecke ersetzt, zeigte sich das gleiche Bild. Die Flecke wurden aus einer Entfernung bis zu 10 cm bemerkt.

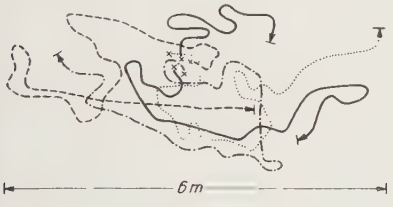


Abb. 16. Suchbewegungen auf sonnenbeschienenem Hof. (Zeichn. Verfass.)

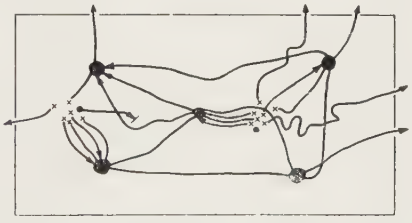


Abb. 17. Suchbewegungen auf beleuchtetem Pappteller. (Zeichn. Verfass.)

Beim nächtlichen Lichtfang mit der Karbidlampe angestrahlte Raupen ließen sich in zahlreichen Fällen blitzartig auf den Boden fallen, wo sie regungslos in Thanatose verharrten oder versuchten, dunklere Stellen zu erreichen.

Im Labor entwichene Raupen konnten leicht zwischen unter Tischen stehenden Kästen und den Fußleisten gefunden werden.

Feinde, Krankheiten und Sterblichkeit

Die Hauptfeinde der Erdraupen der Gattung *Euxoa* sind neben Infektionskrankheiten die zahlreichen räuberischen Laufkäfer, die überall, wo keine Behandlung mit Insektengiften stattgefunden hat, häufig sind. In erster Linie

handelt es sich um Arten der Gattungen *Carabus* L., *Harpalus* Latr., *Pterostichus* Bonelli, *Poecilus* Bon., ferner *Molops elatus* Fbr. Oft wurden auf Obstfeldern unter einzelnen Miere-Pflanzen 3–4 dieser kleinen Käfer gefunden, die auf oberirdisch fressende Raupen des 1. und 2. Stadiums Jagd machten. Von den großen Carabus-Arten wurden *C. auratus* L., *C. cancellatus* Illig., *C. coriaceus* L. und *C. violaceus* L. beim Raupenfang angetroffen.

In Käfigsversuchen nahmen alle hier angeführten Carabiden Raupen aller Entwicklungsstadien an. Sogar die kleinen *Harpalus*-Arten fielen weit größere Raupen des 3. und 4. Stadiums an. (Selbst unter den alten Weinbauern ist die wichtige Rolle, die die Laufkäfer bei der Erdraupenvernichtung spielen, bekannt.)

In einzelnen Fällen drangen auch Käfer in die großen Freiland-Zuchtkästen ein, wo sie sich unliebsam bemerkbar machten. Schlupfwespen waren sehr selten. Bei der Haltung im Freiland gesammelter Raupen zeigte es sich, daß weniger als 1 % der Larven von diesen Parasiten befallen waren.

Verschiedene Spinnen machen gelegentlich ebenfalls Jagd auf Raupen. So konnten mehrmals Exemplare von *Drassodes lapidosus* Walck *(Gnaphosidae)* beim Erbeuten und Wegschleppen von Raupen des 3. und 4. Stadiums beobachtet werden[2].

Als Gelegenheitsvertilger von Erdraupen und den Puppen wurden in den Freilandzuchtkästen Ohrwürmer (*Forficula* spp). und Ameisen beobachtet. Häufig stellten wir Stare, Elstern, Raben- und Saatkrähen in den Weinbergzeilen beim Absuchen des Bodens nach Erdraupen fest. Wie den obengenannten Arthropoden fallen die Raupen den Vögeln besonders nach Regenfällen zum Opfer, da sie sich nun in der obersten Bodenschicht oder zwischen den Erdbrocken an der Erdoberfläche aufhalten. Von den nächtlich aktiven Kleinsäugern sind es vor allem Spitzmäuse und Igel, die die Raupen annehmen.

Bei der Laborzucht in Glasschalen traten oft große Verluste unter den Raupen auf, die durch eine schlaffsucht-artige Krankheit verursacht wurden. Die Raupen durften deshalb nicht in geschlossenen Schalen gehalten werden, in denen die Luftfeuchtigkeit auf über 90 % anstieg.

Bei den Raupensuchen im Freiland wurden einzelne an Infektionen erkrankte und eingegangene Larven gefunden. Nach Franz (briefl. Mitt.) enthielten die in den Laborzuchten eingegangenen Raupen sporenbildende Bakterien. Die im Freiland gesammelten Tiere wiesen ebenfalls Bakterien (Kurzstäbchen) auf.

Größere Sterben von *Euxoa*-Raupen im Freiland unter den Klimabedingungen zur Entwicklungszeit dürften in unserer Gegend (nördl. Rheinhessen) kaum auftreten. Selbst, wenn auf den Sandböden in den frühen Morgenstunden eine Luftfeuchtigkeit von 95 % erreicht wird, sinkt diese doch rasch nach Sonnenaufgang durch die starke Erwärmung und Wieder-Ausstrahlung des Bodens auf Werte unter 80 %, im Laufe des Tages bis auf 30 % Luftfeuchtigkeit. Nach einer Messung in Budenheim vom 30. 4. bis 21. 5. betrug die mittlere relative Luftfeuchtigkeit am Erdboden um 7.00 Uhr MEZ 72,1 Prozent, um 18.00 Uhr 52,7 %. Das Maximum für 7.00 Uhr betrug 98 %, das Minimum 37 %, für 18.00 Uhr betrug das Maximum 95,5 %, das Minimum 24,0 %. Von 250 Raupen des 5. Stadiums wurden in Freilandzucht-

[2] Die Bestimmung der Spinnen verdanke ich Herrn Dr. R. Braun, Mainz.

kästen 104 lebende Puppen erzielt. 58 % der Raupen und Puppen fielen Feinden und Krankheiten zum Opfer. Bei der Haltung von der Eiraupe ab und im Freiland liegt der Anteil der Verluste noch weit höher. Die Auszählungen und das Suchen der Raupen im Boden sowie der Lichtfang der Falter zeigten jedoch, daß bei den sonstigen günstigen ökologischen Entwicklungsbedingungen die Vermehrung und Verbreitung der *Euxoa*-Arten durch die natürlichen Feinde in den Beobachtungsjahren 1953 bis 1955 nicht entscheidend beeinflußt wurde.

Zusammenfassung

In verschiedenen Teilen Rheinhessens wurden Falter und Larven der Gattung *Euxoa* Hb., insbesondere die Arten *Euxoa aquilina* Schiff., *E. nigricans* L. und *E. tritici* L. in auffallender Menge festgestellt. Die in Zeichnung und Färbung sehr variierenden Falter fliegen in den Monaten Juli und August. Der Flug ist witterungsabhängig, die optimalen Temperaturen liegen über 15° C.

Die Weibchen legen nach der Kopulation die Eier (in den Laborzuchten etwa 200) dicht unter die Oberfläche leichter, trockener und lockerer Böden ab. Die Eier ruhen über den gesamten Herbst und Winter, die Larven der drei Arten schlüpfen im April.

Bei allen drei Arten finden konstant 4 Häutungen statt. Die Verpuppung findet in der 2. Mai- und der 1. Junihälfte statt. Die ersten Falter schlüpfen in der 2. Juliwoche.

Nach der 2. Häutung fressen die Raupen nur nachts und ruhen am Tage im Boden. Versuche zur Umstimmung dieser Tagesrhythmik gelangen nicht. Das Vorkommen der Raupen ist an bestimmte, durch die Arbeit des Menschen künstlich geschaffene Biotope gebunden, ferner an das Auftreten bestimmter Futterarten, wie Stellaria und Diplotaxis. Die Böden müssen leicht und wasserdurchlässig sein.

Bei Hunger tritt Kannibalismus ein. Das Hungervermögen ist groß. Die Raupen meiden feuchte Bodenschichten und entziehen sich der Bodenfeuchtigkeit durch vertikale Bodenwanderung.

Bei starker Erwärmung der Böden suchen die Raupen durch horizontale und vertikale Wanderung kühlere Bereiche auf. Temperaturen über 35° C rufen Hitzestarre und Schädigungen bis zum Tod hervor. Die Larven des 3. bis 5. Stadiums sind negativ phototaktisch und positiv geotaktisch.

Hauptfeinde sind Carabiden mehrerer Gattungen. Infektionen durch Bakterien und Pilze treten bei hoher Boden- und Luftfeuchtigkeit (Laborzucht in Glasschalen) auf.

Summary

1. Adults and larvae of the genus *Euxoa*, particularly *E. aquilina* Schiff., *E. nigricans* L., and *E. tritici* L., were found in very large numbers in various parts of Rhenish Hessen.
2. The adults fly in July and August. Flight is dependent on weather conditions, the optimum temperature is over 15° C.

3. After mating, the female lays eggs directly under the surface of lighter, drier and looser soils.
4. The eggs remain dormant through autumn and winter. Larvae of the three species hatch in April.
5. In all three species there are always four moults. Pupation takes place in the second half of May and the first half of June. The first moths emerge in the second week of July.
6. After the second moult, the larvae feed only at night and rest during the day. Attempts to alter the daily rhythm were not successful.
7. The occurrence of the larvae is dependent on certain biotopes artificially created through the work of man and to the presence of certain food plants, such as *Stellaria* and *Diplotaxis*. The soil must be light and pervious to water (Corbicula chalk, diluvial sand, loess overlying calcareous soils).
8. Cannibalism occurs as the result of hunger. Capacity for hunger is large.
9. The larvae avoid damp soil layers and get away from soil moisture by vertical movement.
10. With increase in soil heating, the larvae seek cooler places by horizontal and vertical movement. Temperatures above 35° C. cause heat paralysis and injury leading to death.
11. Larvae of the third, fourth and fifth instars are negatively phototactic and positively geotactic.
12. The main enemies are Carabids of several genera. Bacterial and fungal diseases occur with high atmospheric humidities (Laboratory rearing in glass containers).

Literatur

1. Adlung, K. G.: Diss. 77, Mainz 1955.
2. Adlung, K. G.: Deutsch. Weinbaukalender 1955, 83
3. Wagner, W.: Erläut. geol. Karte Rhh., Darmstadt 1931.
4. Bodenheimer, F. S.: Zool. Anz. **98**, 313, 1932.
5. Tischler, W.: Grundz. terr. Tierökol., Braunschweig 1949.
6. Geiger, R.: Klima bodennahen Luftsch., Braunschweig 1942.
7. Handschin, E.: Verh. Naturforsch. Ges. Basel **40**, 486, 1929.
8. Dowdy, W. W.: Ecology **7**, 99, 1937.
9. Kühnelt, W.: Bioklim. Beibl. **3**, 11, 1936.

Der gegenwärtige Stand der Dasselfliegenforschung

Von Dr. R. Kühl, Hameln (Weser)[1]

Wenn man sich der Mühe unterzieht, die Forschungs- und Erfahrungsberichte zur Bekämpfung der Dasselfliegenplage beim Rind aus den letzten drei bis vier Jahrzehnten durchzuarbeiten, kommt man bei aller dankbaren Anerkennung der zähen Bemühungen um eine praktische Lösung des Problems über einen gedämpften, kritischen Optimismus solange nicht hinaus, als nicht ein grundsätzlicher Wandel in der wissenschaftlichen und organisatorischen Fundierung der Bekämpfung vollzogen ist.

In Deutschland besteht das „Gesetz zur Bekämpfung der Dasselfliege" seit über 20 Jahren. Durchgreifende Erfolge wurden nicht erzielt. Der Befall ist auch in jenen Gebieten innerhalb der jetzigen Bundesrepublik, in denen durch die Aktivität und den persönlichen Einsatz einzelner ein Wandel geschaffen werden konnte, wieder dem ursprünglichen Zustand angeglichen. Es melden sich die Stimmen, die von einem verstärkten Befall sprechen.

Die Zeitverhältnisse waren nicht günstig: Vorkriegs- und Nachkriegszeit litten unter dem Leutemangel. Die Nachkriegszeit machte straff durchgeführte Bekämpfungsaktionen wegen der Maul- und Klauenseuche unmöglich, ganz abgesehen davon, daß in den Kriegs- und Nachkriegsjahren die Frage nach dem Medikament nicht lösbar war. Das sog. „mechanische Abdasselungsverfahren" hatte sich zwar im bayerischen Befallsraum in kleineren Gebieten unter Spann, Pedretti, Stiefenhofer u. a. bewährt, konnte sich aber in der Hand des Tierhalters und insbesondere in den norddeutschen Befallsgebieten nicht durchsetzen. Es hätte von einem Medikament unabhängig gemacht. Seiner Einführung in Norddeutschland standen sachliche und psychologische Gründe entgegen. So bürgerte sich dort das von Götze vorgeschlagene Ganzwaschverfahren mit Derrispräparaten ein. Diese Präparate konnten auch nach anfänglichen Schwierigkeiten so standardisiert und aufbereitet werden, daß sie in der Rückenwaschung befallener Tiere gegen das 1. und 2. Hautlarvenstadium hohe Wirkungsprozente entfalten. Ihre 90- bis 95%ige larvicide Wirksamkeit täuscht einen ebenso hohen biologischen Erfolg vor. Wie Gansser, Lührs, Kühl u. a. ausführten, wird das 3. Hautlarvenstadium, besonders wenn es sich der Reife nähert, vom Rotenon-Wirkstoff der Derris-Präparate ungenügend oder nicht erfaßt. Die Larven fressen nicht mehr und entgehen somit der Bekämpfung. Wie Kühl an einem konkreten Zahlenbeispiel darlegte, ist dieser Prozentsatz unter Einberechnung der natürlichen Absterbeziffer noch so stark, daß es den Parasiten infolge ihrer biologischen Regenerationskraft gelingt, die in ihre Population geschlagenen Lücken voll auszufüllen. Außerdem ist mit selektiven Prozessen zu rechnen. Auch Rosenberger macht neuerdings darauf auf-

[1] Früher: Altstädten/Allgäu.

merksam, daß eine 95%ige Wirksamkeit in der Rinderdasselbekämpfung nicht genügt.

Die zweite Schwierigkeit betrifft die sog. „Nachschübe". Da die beiden Rinderdasselfliegenarten ihre Wirtstiere über Wochen hinaus zur Eiablage anfliegen, kommen ihre Hautlarven im kommenden Frühjahr und Sommer – über entsprechende Monate verteilt – im Rücken der Tiere an, d. h. in den Grünlandgebieten z. T. weitgehend in der Weidezeit. Dies gilt vor allem für Larven von *Hypoderma bovis*. Erfahrungsgemäß werden Nachbehandlungen während dieser Weidemonate nicht vorgenommen, so daß die sommerlichen Weideflächen Jahr für Jahr nach Auftrieb der Tiere erneut mit Puppen belegt werden. Enigk, Götze u. a. ermittelten in norddeutschen Weidegebieten in den Monaten Mai bis August Nachschubprozentzahlen von 20% über 5% zu 1%, Lührs auf Borkum eine solche von 40%. Kühl, Seiler, Götzfried fanden am graubraunen Gebirgsvieh Zahlen zwischen 30% und 50%. Auch Kamm und Reichenbach ermittelten nach Alpauftrieb entsprechend hohe Befalls- und Nachschubzahlen. Der Unterschied zwischen den in Norddeutschland und im Alpenraum gefundenen Zahlen steht in Zusammenhang mit den unterschiedlichen Verbreitungsgebieten von *Hypoderma lineatum* und *Hypoderma bovis*. Im Alpenraum herrscht, wie auch aus den Untersuchungen von Gansser, Gebauer u. a. hervorgeht, *Hypoderma bovis*, die sog. große Rinderdasselfliege, vor. Oft ist es aber schwer, die beiden Arten voneinander exakt zu unterscheiden. Es scheint auch zu Bastardierungen zu kommen. In Schottland richtet *Hypoderma lineatum* den Hauptschaden an, in England *Hypoderma bovis*. In Irland wiederum ist es *Hyp. bovis*, in Wales hingegen *Hyp. lineatum* (nach A. L. Wilson). Interessant ist, daß in den Grafschaften Devon, Somerset, Wigtown sämtliche im Juli gefundenen Nachzügler der Art *Hypod. bovis* angehören, obwohl in der letztgenannten Grafschaft der Hauptbefall von *Hyp. lineatum* gestellt wird. Die Untersuchungen von G. Peres ergeben für Frankreich einen Befall von *Hyp. lineatum*. Er greift ins belgische, luxemburgische und westdeutsche Gebiet über. Ebenfalls ist Indien ein fast geschlossenes Befallsgebiet von *Hypod. lineatum*, während der Alpenraum ein solcher vorwiegend von *Hypod. bovis* ist. Dies gilt besonders für den östlichen Teil.

Wie eingangs erwähnt, haben sich die menschlichen Bemühungen mannigfacher Art gegenüber der Erhaltungs- und Ausbreitungstendenz der beiden Parasiten bisher deutlich als schwächer erwiesen. Die Ursachen sind organisatorischer, medikamentöser, betriebswirtschaftlicher Art oder liegen in der so gut wie allgemeinen Passivität und Unkenntnis der Tierhalter begründet. Auch im Ausland schlugen Versuche fehl, diese Mängel abzustellen. Es ist noch kein glücklicher Weg gefunden worden, den bäuerlichen Tierhalter so an der Bekämpfung zu interessieren, wie es weithin dem Pflanzenschutz auf seinen Gebieten gelang. Die Ursachen hierfür sind mannigfacher Art; sie zu

Tabelle 1

Der Rückgang der Dasselschäden im Häutegefälle Dänemarks in den Jahren 1922-1953

1922	1923	1924	1925–1949	1950–1953
23 %	17 %	4 %	6 %–1 %	0,5 %

beheben erscheint notwendig, wenn die Dasselbekämpfung durchgreifende Erfolge haben soll.

Am sichtbarsten treten für das Fleischerhandwerk, den Häutehandel und die Lederindustrie die Häuteschäden in Erscheinung. Sie sind aber, wie später noch ausgeführt wird, nur ein Bruchteil der tatsächlichen Schäden. Den Hauptschaden hat in den befallenen Grünlandgebieten die Landwirtschaft zu tragen.

Die Häuteschäden

Sie sind am sichersten faßbar durch eine Feststellung über den Prozentsatz von Häuten mit offenen Dassellöchern. Die verdeckten Schäden werden erst beim Gerbeprozeß sichtbar.

Von sichtbaren Erfolgen in der Bekämpfung können bisher nur Dänemark und die Schweiz berichten. Diese dürften bei den übersichtlicheren Verhältnissen in diesen Ländern vornehmlich auf die dort straff durchgeführte Bekämpfungsorganisation zurückzuführen sein. Beide Beispiele zeigen aber, daß es im Grundsatz sowohl im Flachland wie unter Gebirgsweideverhältnissen möglich ist, einer definitiven, praktischen Lösung des Problemes nahe zu kommen.

So stellte die „Danske Provinsslagtermestres Hudeauktionsslag" in den Jahren 1922 bis 1953 folgende von 23 % auf 0,5 % sinkende Befallszahlen fest (Tabelle 1).

Die Schweiz konnte ihren Befall unter 10 % absinken lassen. Während er in den

Tabelle 2

Prozentzahlen offener Dassellöcher im Häutegefälle von England und Wales

Monat	1951				1952				1953			
	Alle Häute	Ochsen- u. Färsenhäute	Kuhhäute	Bullenhäute	Alle Häute	Ochsen- u. Färsenhäute	Kuhhäute	Bullenhäute	Alle Häute	Ochsen- u. Färsenhäute	Kuhhäute	Bullenhäute
Januar	6,7	9,0	4,9	2,9	3,8	5,0	2,4	1,5	6,5	7,7	4,7	2,3
Februar	16,8	22,3	12,4	5,1	8,8	11,1	5,6	1,5	12,3	15,8	8,0	3,8
März	26,7	35,1	19,5	9,1	23,8	28,7	17,9	7,9	20,9	24,8	14,2	7,7
April	46,9	52,8	33,6	17,5	41,7	47,5	34,7	16,9	36,9	41,9	24,2	15,1
Mai	52,5	60,5	28,9	23,8	52,4	56,6	38,8	22,6	47,2	51,1	30,0	20,0
Juni	51,5	55,5	49,2	23,8	48,7	54,9	36,6	23,5	46,8	53,0	33,5	19,5
Juli	46,1	59,9	37,5	23,2	45,9	51,6	32,1	22,6	43,0	50,2	28,6	18,4
August	30,8	33,9	24,3	17,9	32,0	25,8	21,4	16,8	29,8	33,5	19,5	14,4
September	19,1	22,1	13,7	10,7	17,5	19,4	11,2	8,9	17,1	19,2	10,2	8,6
Oktober	11,0	12,3	7,7	6,8	8,6	9,9	5,7	5,5	7,7	9,3	4,6	4,3
November	5,3	6,0	4,0	3,1	4,9	5,6	4,0	2,7	4,6	5,7	3,3	2,2
Dezember	4,4	4,6	3,8	1,7	4,1	4,3	3,9	1,8	4,0	4,6	3,4	0,9
Jahresdurchschn.	21,9	25,3	16,1	14,4	22,5	26,8	13,6	12,4	21,7	26,0	12,0	11,1

Nachkriegsjahren bis auf 5,4 % gesenkt werden konnte, wurden in den Jahren 1951–1953 allerdings wieder ansteigende Zahlen (bis auf 8,8 %) ermittelt. GANSSER spricht die Vermutung aus, daß es sich möglicherweise hierbei nicht um ein wirkliches Ansteigen handele. Je intensiver die Bekämpfungsmaßnahmen durchgeführt würden, um so genauer sei die Überprüfung der Herden. Es wäre m. E. allerdings auch eine Verschiebung in dem Verhältnis *Hyp. lineatum* zu *Hyp. bovis* denkbar. Die Frühjahrsabdasselungen im Stall wirken sich in diesem Sinne aus.

Wie aus dem Häutegefälle von England und Wales hervorgeht, sind die dortigen Herden besonders in den Monaten April bis Juli befallen. Aber auch im September, in dem von den 1,7 Millionen Häuten allein fast eine Million anfällt, ist der Befall sehr hoch (Tabelle 2).

In Frankreich wird die Dasselbekämpfung – es handelt sich im wesentlichen um Schäden durch *Hypod. lineatum* (kl. Dasselfliege) – von Firmen durchgeführt bzw. es können die Tierhalter sich von Depots die Mittel besorgen und dann die Bekämpfung selbst durchführen. Eine straffe Kontrolle wird eingehalten. Bei Verstoß werden entsprechende Bestrafungen über die Tierhalter verhängt. In der Bretagne konnte der Befall von 14,37 % im Jahre 1952 auf 12,64 % im Jahre 1953 gesenkt werden. Einzelheiten gehen aus Tabelle 3 hervor.

Tabelle 3

Prozentzahlen offener Dassellöcher im Häutegefälle der Bretagne, im Jahre 1952/53 an 75 000 Häuten ermittelt

	1952	1953
Côtes du Nord	7,74 %	7,16 %
Finistére	9,88 %	9,64 %
Ille & Vilaine	18,28 %	17,02 %
Morbihan	21,58 %	16,73 %

In den Departements des südwestlichen Gebietes, also in Deux Sèvres, Charente, Charente Maritime, Gironde, Landes, Hautes Pyrènées, Basses Pyrènées, Dordogne und Gers wurden im Jahre 1953 871 886 Tiere auf Dasselbefall untersucht und davon 120 355 mit einer Paradichlorbenzol-Salbe behandelt. Wie sich ab 1946 die Verhältnisse hier durch straffe Führung der Bekämpfung und durch interessierte Mitarbeit der Tierhalter, die

Tabelle 4

Entwicklung der Dasselbekämpfung und des Dasselbefalls im südwestlichen Teil von Frankreich

	Untersuchte Tiere	Befallene Tiere	Befallsprozent
1946	230 658	114 772	49 %
1947	743 704	273 080	36 %
1948	733 853	218 880	30 %
1949	826 215	187 772	23 %
1950	879 742	186 807	21 %
1951	925 479	184 255	19,8 %
1952	857 070	142 068	16,0 %
1953	871 886	120 355	13,9 %

ein wesentliches Interesse an einer guten Gesundheit ihrer Tiere haben, entwickelt haben, zeigt die Tabelle 4.

Die Schäden in den Weidegebieten der Alpen werden vornehmlich durch die große Rinderdasselfliege angerichtet. Für die Ostalpen hat darauf in neuerer Zeit Gebauer hingewiesen, dem auch ein ausgezeichneter Aufklärungsfilm über die Biologie und Schäden dieser Parasiten zu danken ist. Einen ungefähren Anhaltspunkt über die Befallsverhältnisse in der Steiermark gibt die Tabelle 5.

Tabelle 5

Anteil der Häute mit offenen Dasselschäden am Monatsgefälle der Steiermark. F. u. S. V. in Graz

	1951 %	1952 %	1953 %	1954 %
Januar	2,5	0,6	1,4	0,5
Februar	0,6	0,6	1,8	1,2
März	2,5	4,0	6,8	5,0
April	unbekannt	9,7	13,2	18,0
Mai	13,0	15,6	20,0	23,0
Juni	17,9	16,5	17,0	21,0
Juli	15,0	14,5	16,7	20,0
August	9,0	11,6	13,3	16,0
September	4,0	6,5	8,0	8,3
Oktober	unbekannt	3,4	3,1	5,0
November	0,9	3,4	1,4	2,2
Dezember	0,5	1,4	0,6	2,0

Auch die anderen österreichischen Bundesländer, besonders Vorarlberg, Tirol, Kärnten, Salzburg, Oberösterreich zeigen z. T. erheblichen Befall und unternehmen, gestützt auf das österreichische Bundesgesetz über die Bekämpfung der Dasselbeulenkrankheit der Rinder aus dem Jahre 1948, planmäßige Bekämpfungen auf der Basis von Derris- bzw. HCH-Mitteln.

Für das Gebiet der deutschen Bundesrepublik errechnete Lührs einen Jahresgesamtschaden von 42 Millionen DM. Dieser gliedert sich in 37 Millionen DM landwirtschaftliche Schäden und 4,6 Millionen DM (d. h. 11 %) Häuteschäden.

B. M. Sonie hat für Indien den Gesamtschaden, den die Ziegen-Dasselfliege *(Hypoderma crossii)* an den Ziegenhäuten anrichtet, mit 10 Millionen Rupien angegeben. Wenn man bedenkt, daß ein Drittel der Weltproduktion an Häuten und Fellen indischer Herkunft ist und daß auch *Hypod. lineatum* enorme Schäden anrichtet, wird es verständlich, daß die indischen Experten diesem für den jungen Staat wichtigen Exportproblem ganz besondere Bedeutung beimessen. *Hypod. crossii* wandert nicht in den ganzen Tierkörper hinein. Sie entwickelt, nachdem die Schlüpflarve in die Haut einwanderte, ähnlich wie es von der Dasselfliege des Rentieres und des Karibus bekannt ist, und sich dort am Orte der Einwanderung 7 Monate entwickelte, am Einwanderungsorte durchlöcherte Beulen, die die ganze Rückenhaut betrifft. Nach Reifwerden verpuppt sich die Larve am Boden und entwickelt sich hier zum Imago. Der Befall mit *Hypod. lineatum*-Hautlarven zieht sich in Indien über 4 Monate hin.

Für das Jahr 1952 wies das landwirtschaftliche Jahrbuch der USA Schäden durch die Dasselfliege in Höhe von 160 Millionen Dollar aus.

Gesetzliche und biologische Voraussetzungen der Bekämpfung

Die entscheidenden Paragraphen des derzeit noch gültigen deutschen „Gesetzes zur Bekämpfung der Dasselfliege" vom 7. 12. 1933 haben folgenden Wortlaut:

§ 2

„Wer Rindvieh hält, hat alle während der Monate Februar bis Mai an seinem Viehbestand auftretende Larven der Dasselfliege spätestens bis zum 31. Mai zu töten.

Bei Rindvieh, das auf eigene oder fremde Weiden aufgetrieben werden soll, hat der Viehhalter, unabhängig von der Verpflichtung des Abs. 1, die Larven auch unmittelbar vor dem Austrieb zu töten.

§ 3

Ein Weidebesitzer darf eigenes oder fremdes Rindvieh auf seine Weide nur einlassen, wenn es frei von Larven der Dasselfliege ist. Treten während der Weidezeit im Viehbestand noch Larven der Dasselfliege auf, so hat sie der Weidebesitzer zu töten, wenn eine Einstallung auf der Weide selbst möglich ist. Andernfalls soll er sie nach Möglichkeit töten."

Die deutsche Praxis hat gezeigt, daß diese Vorschriften nicht zum Erfolge führten. Sie sind Gesetzestext geblieben. Der Weg in die breite Praxis wurde nicht gefunden. Da unter mitteleuropäischen Verhältnissen die Hautbefallszeit mit *Hypod. lineatum*-Larven in die Monate März bis April (Mai) fällt, wird bei straffer Organisation der Bekämpfung im Sinne des § 2 des deutschen Gesetzes der größte Teil dieser Larven durch die Stallabdasselung erfaßt, wenn der Austrieb nicht aus Gründen der Futternot, des Platzmangels, aus klimatischen oder Gewohnheitsgründen nicht schon Ende Februar oder im März einsetzt. Eine strikte Durchführung der Bestimmungen des § 3 wird nicht eingehalten. Sie würde sich auf die Populationsstärke und den Schaden der großen Rinderdasselfliege *(Hyp. bovis)* auswirken. Leutemangel, Interesselosigkeit und die landwirtschaftlichen Arbeitsspitzen im Frühjahr bis Sommer stehen als Ursache für das Versagen des § 3 im Vordergrund.

Während *Hyp. lineatum* vorwiegend in den Monaten Mai bis Juni schwärmt – nach neueren französischen Untersuchungen des „Centre National de la Lutte contre le Varron" (1953) steigt die Prozentzahl der mit *Hypod. lineatum* befallenen Speiseröhren im August mit 25 % einsetzend, im Oktober auf 32 %, im November auf 41 % und im Dezember auf 43 % an, um im Januar auf 12 %, im Februar auf 17 % abzusinken. Im März bis Mai konnten keine befallenen Schlunde gefunden werden –, liegt für *Hypod. bovis* die Hauptschwärmzeit im Juni und Juli (August). Nach ihrer neurotropen Wanderung, die sich durch grünlich-gelbe Verfärbungen des die Nerven umgebenden Fettgewebes[2] kenntlich macht, gelangen die *Hypod. bovis*-Larven hauptsächlich in den Monaten Dezember bis Februar (März) in das Rückenmark, um nach mehrwöchentlichem Aufenthalt dieses durch die oberen Zwischenwirbellöcher zu verlassen und – täglich etwa 4–5 cm

[2] Gebauer weist auf eine allgemein feststellbare Lücke in den Bestimmungen zur Fleischbeschau hin. Die Wanderlarven werden übersehen und daher auch stark befallenes Fleisch üblicherweise verwurstet.

wandernd (Lührs) – besonders die hintere Rückenpartie der Wirtstiere in den Monaten April bis Juli zu besiedeln. Die von *Hypod. lineatum* besiedelten Stellen in der Submucosa des Ösophagus führen zu Entzündungsödemen, die eine Rauhfutteraufnahme für die Tiere offenbar besonders schmerzhaft macht. Diese Ödeme weisen als Wirtreaktion eine starke Infiltration mit eosinophilen Lymphozyten (nach Simmons 500 000/ccm Gewebe) und Plasmocyten auf. *Hypod. bovis* kann auch, wie mehrere Beobachtungen zeigen, in die Augen einwandern und besonders in der hinteren Augenkammer große Zerstörungen anrichten *(Ophthalmyasis interna).* Das Auge ist in solchen Fällen meist verloren, da Abwehrreaktionen des Auges nicht bekannt wurden. Die letzten Nachzügler von *Hypod. bovis* (August/September) merzen sich aus biologischen und klimatischen Gründen aus.

Es kommt also beim Rind durch die sich über Monate hinziehende Schwärm- und Paarungszeit mit jeweilig unmittelbar sich anschließender Eiablage zu einer Reinvasion und Superinvasion. Mischinvasionen sind in jenen Gebieten, in denen beide Arten vorkommen, und an den Überschneidungsgrenzen nicht selten.

Indirekte Bekämpfungsmöglichkeiten sind durch weidetechnische und züchterische Maßnahmen möglich, während dispositionsprophylaktische Versuche durch Einspritzen von Larvenextrakt (Peter, Götze) bisher fehlschlugen. Einen Übergang zu direkten therapeutischen Bekämpfungsmaßnahmen stellen die invasionsprophylaktischen Versuche der letzten Jahre dar. In Deutschland wird durch Großversuche z. Z. ermittelt, inwieweit derartige, in kleinem Rahmen entwickelte und auf erweiterter Ebene erfolgreich nachgeprüfte Verfahren so praxissicher gemacht werden können, daß sie, Laienhand anvertraut, „narrensicher" sind. Es wird vorgeschlagen, sie bei einer Neufassung des Dasselbekämpfungsgesetzes in den Bekämpfungsplan einzufügen, um die Schädlinge an 2--3 Stellen ihres Entwicklungszyklus zu treffen (vgl. Schaubild 1). Wenn die p.o.-Versuche positiv verlaufen und ebenfalls ohne tiergesundheitliche, milch- und fleischhygienische Bedenken praxisreif gemacht werden können, besteht über das Maul der Tiere bzw. durch subcutane Injektionen u. U. noch eine vierte Möglichkeit.

Indirekte Bekämpfungsmöglichkeiten

Weidetechnische Maßnahmen wirken sich als Haltungsmaßnahmen in tiergesundheitlicher, hygienischer Hinsicht aus. Wie neuerdings wieder Gebauer betont und worauf früher schon Spann, Lührs u. a. hinwiesen, liegt die optimale Schwärmzeit bei günstiger Außentemperatur bei beiden Hypodermen in der Zeit von 7.00 (8.00) Uhr bis 19.00 (20.00) Uhr. Nach norddeutschen Untersuchungen (Lührs, Staak) ist die optimale Schwärmtemperatur 17,3° C. Kühl wies auf die besonderen Verhältnisse alpwirtschaftlich genutzter Weideflächen hin. Die örtlichen Strahlungsverhältnisse sind je nach Höhe und Lage der alpinen Weidefläche sehr verschieden. Auch unterliegen im Alpenraum die lokalen Einflüsse von Sonnenscheindauer, Bewölkung, Luft- und Bodentemperatur stärkeren örtlichen Einflüssen als es in den Flachlandweiden möglich ist. Insbesondere sind die Tagesschwankungen zwischen Temperaturmaximum und -minimum sehr hoch. Es kommt zu charakteristischen Lokalklimata. Dies gilt besonders für Kesselalpen. Es ist da-

Schaubild 1. Biologie der Hypodermen und Möglichkeiten ihrer Bekämpfung.
Die farbig ausgeführte Tafel veranschaulicht die Biologie der Hypodermen im Jahreslauf und stellt zugleich die in Deutschland hauptsächlich befallenen Rinderrassen dar.
In das Verbreitungsgebiet der Hypodermen fallen innerhalb der Bundesrepublik folgende Bundesländer: Bayern (Zunahme gegenüber 1908: 13 Kreise), Württemberg-Baden, einschl. dem früheren Land Baden und Württemberg-Hohenzollern (Zunahme: 2 Kreise), Rheinland-Pfalz (Zunahme: 7 Kreise), Hessen (Zunahme: 11 Kreise), Niedersachsen (Zunahme: 1 Kreis), Nordrhein-Westfalen (Zunahme: 10 Kreise). Lediglich die städtischen Länder der ehemaligen hanseatischen Stadtstaaten sind dasselfrei. Der Befall in 64 Kreisen innerhalb der Bundesrepublik ist gegenüber 1908 stärker geworden. 43 damals nicht befallene Kreise sind jetzt in das Verbreitungsgebiet der Hypodermen einbezogen. Die Ursache liegt in der Ausdehnung der Weidehaltung. Kreise mit überwiegender Stallhaltung sind dasselfrei. Sie zeigen nur in jenen Betrieben einen Befall, die sich von der Nur-Stallhaltung gelöst haben. Damit wird der Einbruch der Hypodermen auch in diesen Gebieten vorbereitet.

her verständlich, daß hier geälptes Vieh oft besonders stark befallen ist. Der Befall auf zugigen Alpen ist stets schwächer. Die Eiablage scheint im Gebirge auf die späten Vormittagsstunden, die Mittags- und Frühnachmittags-

zeit beschränkt zu sein. Doch entscheidet im einzelnen darüber die örtliche Lage und das Kleinklima der einzelnen Alpe.

Dort, wo man sich – wie im oberen Allgäu – während der heißen Sommerwochen besonders auf Sennalpen zur Nachtweide entschloß, sank der Befall mit *Hypod. bovis*-Larven schlagartig. Die Aufstallung sollte allerdings, um überall sicher zu gehen, spätestens um 7.00 Uhr in der Früh beendet und auf zusätzliche Weide in den Vormittagsstunden und am späten Nachmittag verzichtet werden (vgl. Schaubild 2).

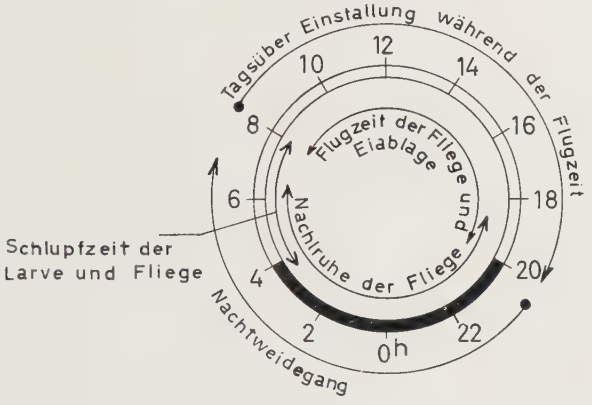


Schaubild 2. Tagesablauf der Hypodermen (nach GEBAUER; verändert) und Weidegang in den Monaten Ende Juni bis Ende August.
Der schwarz angelegte Zeitabschnitt (20^{00} h bis 4^{00} h) weist auf die absolut eingehaltene Nachtruhe der Fliege hin. Zusammen mit der Schlupfzeit der Larven (bis gegen 8^{00} h) sollten in den Monaten Mai bis Ende Juni die nächtlichen Lagerplätze des Viehes konstant gehalten werden, um diese begrenzten Flächen unter höheren kontaktinsektiziden Konzentrationen halten zu können.

Leider werden in den Tal- und Heimweiden die Beweidungsarten gebietsweise sehr unterschiedlich gehandhabt. Von der Kurztagsweide bis zum 24-Stunden-Weidegang werden alle Möglichkeiten erschöpft. Dies wirkt sich auch im Dasselbefall des Milchviehs aus. Gewohnheit, Überlieferung, eigenes Ermessen oder betriebliche Schwierigkeiten lassen es nicht zu einer geordneten Weidenutzung durch nächtlichen Weideaustrieb während der heißen Sommerszeit kommen. Obwohl nachgewiesen ist, daß durch Nachtweide Milchergiebigkeit, Fettprozentgehalt und Gewichtszunahmen höher liegen, zudem sich Weideeinsparungen und bessere Mistbereitungen erzielen lassen, würden der Einführung der Nachtweide besonders in manchen Weidegebieten des Flachlandes oft kaum oder gar nicht lösbare betriebliche Schwierigkeiten entgegenstehen.

Es ist bekannt, daß die Imagines während ihrer nur 4–7tägigen Flugzeit niemals aufgestallte Tiere anfliegen. Genügend große Unterstellmöglichkeiten mit entsprechend *großem* Schattenraum würden bei Standweiden vielfach schon eine gewisse Entlastung im Larvenbefall bringen, wie sich verschiedentlich nachweisen ließ.

Auf der Tatsache, daß es auch bei offenen Türen und Fenstern bei Stallhaltung niemals zu einem Dasselbefall kommt, beruht der Vorschlag GÖTZES, für ein Jahr in geschlossenen Gebieten die Stallhaltung bis zum Juli an-

zuordnen und für ihre strikte Einhaltung auch Sorge zu tragen. Einem solchen radikalen, zweifellos erfolgversprechenden Vorschlag stehen in den meisten Grünlandgebieten erhebliche futterwirtschaftliche Schwierigkeiten entgegen. Ohne die gleichzeitige Lösung des Futterproblems ist an seine Durchführung nicht zu denken. Für mindestens die Monate April bis einschließlich Juni müßte zusätzliches Futter in der Form von Rauhfutter den Tierhaltern zur Verfügung gestellt werden, wenn man auch vom Tierhalter selbst einen gewissen zusätzlichen Einschnitt von Grünfutter zur Stallfütterung verlangen könnte. Die Schwierigkeiten einer praktischen Lösbarkeit scheinen auf dieser Ebene so groß, daß diese zweckmäßigste Lösung in reinen Weidegebieten außer Betracht bleiben muß.

Nach Verfolgen des Weibchens erfolgt die Paarung der Hypodermen vorwiegend im Grase. Die sinnesphysiologischen Verhältnisse, die zur Paarung führen, sind bisher nicht erforscht. Gansser konnte im Schweizer Alpgebiet Sammelplätze finden, die zur Paarung aufgesucht werden[3]. Diese lagen „in Hochtälern, in welchen aus den Maiensäßen kommende Herden sich aufhalten, ehe sie auf die eigentlichen Sömmerungsalpen verteilt werden. Dort nächtigen die Rinder im Freien, dort fallen somit die reifen Larven auf die Weide, wo sie sich verpuppen." Die Schwärmplätze fallen also, was auch naheliegt, mit den nächtlichen Lagerplätzen des Viehs zusammen. Durch entsprechende Hütemaßnahmen wären die Herden anzuhalten, sich nachts nur an bestimmten, engbegrenzten Plätzen niederzulegen. Gansser schreibt: „Immer dasselbe Bild, immer derselbe, auf kaum 100 Meter beschränkte Tummelplatz ... dieses Bild wiederholt sich Jahr für Jahr. So verfüge ich für die zwei günstigsten Stellen über eine Beobachtungsspanne von 18 Jahren, für die andern zwei von 5–6 Jahren (bis 1951, d. Verf.). Nie fanden sich in derselben Gegend andere Ansammlungen oder Einzelgänger, mochte das Gelände noch so günstig sein. Es zeigte sich in der Folge in der Tat, daß diese Sammelstellen Paarungsstellen sind ..."

Bei dieser Sachlage sind die Voraussetzungen für gezielte Flächenbekämpfungen gegeben. Zwar verliefen erste, von Lührs durchgeführte Tastversuche negativ. Die Versuche sind aber mit Stäubemitteln angelegt und daher sicher im damaligen Stadium industrieller präparativer Entwicklung unterdosiert geblieben. Außerdem handelte es sich um Ganzflächenbehandlungen. Aus der Maikäfer-Engerlingsbehandlung gegen das sog. E III-Stadium (letztes Engerlingsjahr vor der Verpuppung) ist deren große Resistenz bekannt. Entsprechend hohe Dosierungen müßten also auch hier eingehalten werden. Das konnte zweifellos in den damaligen Versuchen von Lührs noch nicht beachtet werden. Exakte Versuche, ausgeführt als gezielte Bekämpfungen, wären daher erneut unter Zugrundelegung der Schweizer Beobachtungen und unter Beachtung hoher Dosierung zu wiederholen. Weiteren Austestungen bliebe es vorbehalten, darüber zu entscheiden, ob Streumittel (evtl. zur Erzielung synergistischer Wirkungen in der Form der sog. Kombi-Präparate) rein oder mit Handelsdünger gemischt ausreichen würden oder ob zu entsprechenden Spritzemulsionen zu greifen wäre. Auf alle Fälle sollten die nächtlichen Lagerplätze des Viehes konstant unter einem hohen kontaktinsektiziden Spiegel gehalten werden.

[3] Die von Kühl am Grünten (Allgäu) zunächst als Hypodermen-Paarungsplatz angesprochene Sammelstelle erwies sich in der Folge als ein solcher von Lephanomyia stimulator und von Pharyngomyia picta.

Die biologischen Grundlagen sind in folgenden Tatsachen gegeben: Reife Larven verlassen in der Zeit von etwa 3.30 Uhr in der Früh bis gegen 8.00 Uhr morgens ihre Beulen, fallen zu Boden und verpuppen sich bald unter Laub, Gras, Kuhfladen, in lockeren Erdhäufchen und dergl. (vgl. Schaubild 2, S. 85). Nach 8–11wöchentlicher Puppenruhe gilt der gleiche Tagestermin für die aus ihrer Puppenwiege schlüpfenden Imagines, die zweifellos in diesem Augenblick besonders anfällig sind. Die Paarung findet wiederum an diesen Plätzen statt, und zwar am und im Graswuchs des Bodens. Die Schwärm- und Eiablagezeit umfaßt nur 4–7 Tage. Jedes Weibchen legt 500 bis 600 Eier ab, wobei *Hyp. lineatum* sich auf die Tiere länger festsetzt (es werden bis zu 15 Eiern an *ein* Haar angeheftet) als *Hyp. bovis*. Hier ist im einzelnen nicht sicher bekannt, ob die Eiablage vom aufsitzenden Weibchen (wie wir es vom Rentier, Karibu her kennen) oder von diesem im Anfliegen vorgenommen wird. Eine Berührung mit dem Haar muß auf alle Fälle erfolgen, da jeweilig nur *ein* Ei je Haar angeheftet wird. Die Anheftung des einzelnen Eies am Haar ist so, daß eine Berührung mit dem übrigen Haarkleid unvermeidbar erscheint. Während *Hypod. lineatum*-Weibchen die Tiere 30–40mal anfliegen müssen, um ihren Eivorrat abzulegen, müssen die *Hypod. bovis*-Weibchen es 500–600mal tuen. Der Ausfall jedes Weibchens müßte sich für den nächstjährigen Gesamtbefall einer Herde merklich auswirken. Zusätzlich zu bedenken ist, daß die Mortalität der Wanderlarven im Tierkörper 30–50% beträgt.

In vielen Beobachtungen wurde immer wieder festgestellt und wiederholt bestätigt, daß einzelne Jungtiere innerhalb einer Herde bei gleichen Weide- und Befallsverhältnissen, somit immerhin kleinere Gruppen innerhalb zusammenhängender Gebiete, jahrelang kaum nennenswerten oder gar keinen Dasselbefall zeigen, während andere, gleichaltrige Tiere sich geradezu als „Sammelbecken" von Larven erwiesen. Unbekannt ist, ob diese Tiere nicht zur Eiablage angeflogen werden oder ob ihre Haut den dermolytischen und proteolytischen Wirkungen des Mundtoxins der Schlüpflarven widersteht oder ob deren Abwehrreaktionen gegen eingedrungene Wanderlarven so stark sind, daß diese vor Ankunft im Rücken 100prozentig absterben. Es wäre Aufgabe weiterer Forschung, diese Verhältnisse, wie auch neuere Untersuchungen von Lührs es anbahnen, grundsätzlicher zu durchforschen und eine Klärung herbeizuführen.

Zweifellos handelt es sich beim Rinderdasselbefall um eine phylogenetisch sehr alte Bindung zwischen den Vorfahren des Hausrindes, dem Wisent und dem Auerochs, und den beiden Hypodermen-Arten. In Nordamerika parasitiert *Hypod. bovis* den Bison, allerdings schwächer als die Hausrinder. Wenn im Laufe des weiteren Domestikationsprozesses immer wieder einzelne Tiere oder kleinere Gruppen in den Befallsgebieten durch offenbar genetisch bedingten Nichtbefall aus dem übrigen Viehstapel herausragen, so deutet dies darauf hin, daß auch ein so altes Wirt-Parasit-Verhältnis züchterisch gelockert werden kann. Zwar ist das Hausrind im allgemeinen bereit zur Aufnahme der Larven. Es handelt sich aber um ein aktiv-dynamisches Verhältnis: einzelne Tiere oder Gruppen genügen der Invasion nicht. Bei diesen Tieren besteht offensichtlich eine genetisch bedingte, funktionelle Abwehr. Dem Organismus dieser Tiere stehen uns z. Z. noch unbekannte Mittel zur Verfügung, die Invasion abzuwehren oder ihrer Herr zu werden. Es spielt auch eine altersmäßige Komponente eine Rolle: mit dem Älterwerden

der Tiere läßt der Befall auch bei solchen Tieren häufig nach, die in ihrer Jugend unter dem Befall sehr zu leiden hatten. Der Weg, das Dasselproblem vom Wirt her über die Resistenzzüchtung zu lösen, sollte daher nicht außer acht gelassen werden. Es ließe sich in den großen Grünlandgebieten durchaus denken, daß die Dasselresistenz in das Gesamtbild einer Konstitutionszüchtung aufgenommen würde. Die Rindviehhaltung scheint sich ohnehin von der reinen Stallhaltung aus tiergesundheitlichen Gründen immer mehr zu entfernen. Darauf weisen die Ausdehnung der Grünlandbewegung in einst reine Ackerbaubezirke und die Bewegung der Offenstallhaltung zweifelsohne hin.

Die Sexualduftstofforschung parasitärer Insekten steht noch ganz am Anfang. Das Augenmerk biochemischer Forschung wäre zunächst einmal auf die spezielle Problematik der Hypodermen zu lenken. Es wäre denkbar, daß es gelänge, anlockende Duftstoffe der Hypodermen-Weibchen zu erkennen und in Anwendung bekämpfungstechnisch nutzbar zu machen. Die Paarungschancen überlebender Weibchen müssen herabgesetzt werden.

Die Forschungen und überzeugenden Erfolge Baumhofers in der Bekämpfung von *Callitroga americana,* dem Erreger der screwworm-Plage in Curaçao, und seine weiteren Planungen für Florida legen, worauf bereits Kühl, Gansser hinweisen, den Gedanken nahe, ähnliche Wege mit sterilisierten Puppen der Hypodermen zu versuchen. Bekanntlich konnten die Puppen von Callitroga durch radioaktives Kobalt sterilisiert und über Curaçao vom Flugzeug aus abgeworfen werden. Das führte zum totalen Zusammenbruch der Screwworm-Plage. Die Kosten für das Florida-Programm werden auf 5 Millionen Dollar geschätzt, gewiß eine hohe Summe. Sie wird aber bereits durch Vermeidung nur eines Jahresschadens – er beziffert sich auf 10 Millionen Dollar – wieder wettgemacht. Ähnlich großzügig sollte man, wenn sich die technischen Grundfragen klären lassen, das Dasselproblem der Rinder und evtl. der Ziegen (Indien) angehen. Es ist nicht zu viel gesagt, wenn man von einem Weltproblem der Hypodermen spricht. Mit kleinen Mitteln läßt es sich anscheinend grundsätzlich nicht lösen. So wie es im mitteleuropäischen Raum möglich wurde, auf dem Pflanzenschutzsektor zu einer festen internationalen Zusammenarbeit zu kommen (es sei nur erinnert an *Hyphantria cunea,* dem Bärenspinner) und wie es auf englische Initiative möglich war, unter Gansser eine internationale bibliographische Zentralstelle für Häuteschäden zu schaffen, genauso ließe sich daran denken, auf internationaler Ebene in Forschung und Organisation institutsmäßig eine Stelle zu schaffen, die das Dasselproblem zentral mit entsprechenden Mitteln angeht.

Jegen hat in der Schweiz (Glarn) beobachtet, daß Schlupfwespen der Gattung Alysia ihre Eier an oder in die Dasselbeulen der Rinder ablegen, so daß es zu Parasitierungen der Hypodermen-Larven kam. Auf trockenen, sonnigen Weiden würde es im Voralpengebiet der Ostschweiz zu Parasitierungen reifer Dassellarven bis zu 77 % kommen. Das ist eine sehr hohe Zahl, die es nahe legt, auch vom Biologischen her Bekämpfungsmöglichkeiten zu ersinnen. In einem einzigen Fall konnte Jegen 28 Parasiten an einer Larve feststellen. Im einzelnen ist der Parasitierungsvorgang nicht aufgeklärt. Neuere Forschungen sollten jedoch diese Beobachtungen wieder aufgreifen. Möglichkeiten zu einer auch biologischen Dasselbekämpfung sind

immerhin sichtbar. Allerdings wird man allzuschnelle Erfolge auf diesem Gebiet nicht erwarten dürfen.

Invasionsprophylaktische Maßnahmen

Schon in den Jahren 1925 ff. wurden Wege und Mittel gesucht, die es dem anfliegenden Insekt unmöglich machen sollten, seine Eier in das Haarkleid der Tiere abzulegen (Greve, Götze, Issleib u. a.). Die damaligen, als Reppellents vorgeschlagenen Mittel haben sich nicht bewährt, so daß Greve und Götze auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Ergebnis kamen, derartige Methoden seien zwecklos. Auch Spann spricht von der praktischen Unmöglichkeit, auf diesem Wege etwas zu erreichen. So war die Situation bis zum Vordringen der neuzeitlichen Kontaktinsektizide in die Bekämpfungspraxis parasitärer Insekten.

Durch den Ausgang der im Jahre 1947 durchgeführten Sprühversuche von Kühl mit HCH-Mitteln war die Basis geschaffen, dem Problem des Dasselschutzes erneut nachzugehen. Es stellte sich unter hochalpinen Weideverhältnissen heraus, daß die prophylaktische Anwendung von Sprühemulsionen auf HCH-Basis grundsätzlich den künftigen Befall mit *Hypod. bovis*-Larven herabzusetzen gestattet. Dieser Schutz betrifft sowohl die einzelne Herde wie das Einzeltier innerhalb einer Herde. Guilleaume gelangte nach Anwendung von DDT-Sprühmitteln gegen *Hypod. lineatum* zu ähnlichen Ergebnissen. In den weiteren Versuchen von Kamm, Kühl, Reichenbach, Seiler konnten in Verbindung mit Götzfried diese Ergebnisse bestätigt und eine Wirkungsdauer wasserverdünnter Mittel von 8–10 Tagen am Tier ausgetestet werden. Unter norddeutschen Weideverhältnissen wurden besonders von Enigk und Götze gleichlaufende Versuchsserien veranlaßt. Döring und Zureck erweiterten diese Ergebnisse zur vorbeugenden Verhütung eines Befalls von Pferden mit Magendasseln, während Götzes Befunde die Wirkung auf Kriebelmücken ausdehnten.

Da die Wirkungsdauer von rund einer Woche den praktischen Weidebedingungen nicht genügt und arbeitstechnische und psychologische Schwierigkeiten mit sich bringt, testeten Seiler und Götzfried, beginnend 1953, weitere Sprüh- und Nebelmittel unter alpinen Weidebedingungen durch. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß eine Aufbereitung von 25 Teilen HCH : 4 Teilen DDT (Spieß), als Kaltnebel auf die Tiere gebracht, eine vorbeugende Schutzwirkung von 3–4 Wochen ermöglicht. Die Tiere wurden auf diese Weise nur drei- bzw. viermal während der Alpzeit behandelt. Bei insgesamt 136 Versuchstieren konnte der Befall gegenüber dem Vorjahr um 73,5–76,6 Prozent (~ 75 %) gesenkt werden. Nur einmalige Behandlungen erwiesen sich als wirkungslos. Vielleicht ist es möglich, Mittel so aufzubereiten, daß eine nur zweimalige Behandlung während der sommerlichen Weide notwendig wird. Allerdings muß man auch die biologischen Vorgänge der Haut und des Haarkleides in Rechnung stellen und in den Wünschen die Mittel nicht überfordern.

Nachdem die Sprühversuche im Allgäu und in Niedersachsen übereinstimmend verlaufen sind, spricht Rosenberger die Hoffnung aus, „daß mit diesem Verfahren Erfolge erzielt werden können, wie sie bei den bisherigen Entdasselungsmethoden nicht erreicht worden sind. Wenn weitere Groß-

versuche diese Ergebnisse bestätigt haben, dürfte ausreichend erwiesen sein, daß die Freibehandlung der Rinder mit den neuzeitlichen Kontaktinsektiziden einen grundsätzlichen Fortschritt in der Dasselbekämpfung bedeutet. Sie würde einen neuen Weg darstellen, der trotz aller Einwände und Hinweise auf gewisse Schwierigkeiten bei der praktischen Durchführung verfolgt und bei weiterer Bewährung in die Dasselbekämpfung eingebaut werden müßte". Enigk spricht sich mehrmals im gleichen Sinne aus, zumal auch die Weidefliegenplage und das übrige blutsaugende Hautungeziefer gleichzeitig beseitigt wird.

Ein nicht zu unterschätzender weiterer Vorteil der dasselprophylaktischen Tierbehandlungen liegt in dem individuellen Herdenschutz: Mitten im starken Befallsgebiet läßt sich auf diese Weise die einzelne Herde gegen übermäßigen Befall wirksam schützen. Dies bewiesen erstmalig die Versuchsserien von Kühl, Kamm und Reichenbach.

Während mit dem Sprüh- bzw. dem Kaltnebelverfahren die Mittel von außen auf das Haarkleid der Tiere gebracht werden und hier je nach ihrer Dauerwirkung unterschiedlich lange larvicide Wirkungen hervorrufen, versuchten Hoffmann, Holl, Kühl, Mehls HCH-Aufbereitungen p.o. den Tieren zu geben, um die Wanderlarven abzutöten. Diese Versuche, im zeitigen Frühjahr vor Auftreten der Hautbeulen ausgeführt, wurden bis an die Grenze der Verträglichkeit (20 mg/kg Körpergewicht) geführt. Da sie den günstigsten Applikationstermin nicht berücksichtigten, fielen diese Versuche negativ aus. Offenbar haben die Wanderlarven am Schluß ihrer Wanderung bereits einen bestimmten Resistenzgrad gegen HCH erreicht. Die mannigfaltig abgewandelten Versuche von Barke, Enigk u. a. führten in dieser Hinsicht weiter. Sie kamen, wie auch spätere Versuche von Rosenberger, zu dem Ergebnis, daß der Erfolg um so sicherer ist (bei larvicider Wirkung des Präparates), je früher das Mittel appliziert wurde. Das bedeutet, daß die p.o.-Methode mit HCH im Herbst bzw. in der ersten Winterhälfte (spätestens November/Dezember) durchgeführt werden muß. Subcutane Injektionsverfahren (Barke, Enigk) liegen in gleicher Richtung.

Im Pflanzenschutz haben bekanntlich die sog. systemischen Mittel auf Phosphorsäure-Ester-Basis (Schrader) eine für den Pflanzenschutz oft geforderte, umwälzende Neuerung gebracht. Wenn nicht alle Anzeichen trügen, scheinen sich ähnliche, entsprechend aufbereitete Wirkstoffe auch als p.o.-Medikamente in der Dasselbekämpfung, wie erste Versuche von Gregor, Radeleff, Bushland mit einem Versuchspräparat L 13/59 (Bayer) zeigen, zu bewähren (Tabelle 6). Der Wirkstoff ist 0,0-dimethyl 2,2,2 trichloro-1 hydro-äthylphosphat.

Die Zahl der Versuchstiere (3) ist in diesen Versuchen zwar recht klein, auf der anderen Seite hingegen sind die Ergebnisse bei 25 mg/kg und 50 mg/kg so überzeugend, daß sie zu weiteren Versuchen anregten. In einem gewissen Widerspruch stehen allerdings hierzu die Ergebnisse mit 100 mg/kg. Es ist nicht so ohne weiteres zu verstehen, warum bei vierfach stärkerer Dosierung die larvicide Wirkung wesentlich geringer ist als bei 25 mg/kg.

Diese Untersuchungen leiten, wie auch die nachfolgenden von Bolle (1955) bereits zu therapeutischen Methoden über. Sie wurden in der Veterinärversuchsstation der Firma Bayer durchgeführt und umfassen 152 Tiere (Kühe, Jungrinder) mit 2521 Hautlarven (16–17 Dasseln/Tier). Hiervon gehörten 1798 *Hypod. bovis* und 723 *Hypod. lineatum* an. Das Versuchs-

Tabelle 6

Ergebnisse peroraler Behandlungen gegen Hautlarven mit dem Versuchspräparat L 13/59 (Bayer)[4]; nach Gregor, Radeleff, Bushland; 1954

Dosierung mg/kg Körpergewicht	Larven zur Zeit der Behandlung gefunden	Larven zur Zeit der Behandlung getötet	Larven nach der Behandlung 1 Woche gef.	1 Woche get.	2 Wochen gef.	2 Wochen get.	3 Wochen gef.	3 Wochen get.	4 Wochen gef.	4 Wochen get.
100	33	33	7	7	4	4	5	2	8	0
50	13	11[1]	0	–	0	–	0	–	0	–
25	33	28[1]	0	–	0	–	0	–	0	–

[1] Vor Eintreten der Wirkung haben die restlichen Larven ihre Wirtstiere kurz nach Beginn der Behandlung verlassen.

präparat wurde in der Form stabförmiger Pillen (30–40 g) peroral den Tieren verabfolgt. Bei der Dosierung von 100 mg/kg wurden 98–99 % beider Larvenarten im 2. und 3. Larvenstadium in den Beulen abgetötet. Nachschübe traten erst 14 Tage nach der Behandlung auf. Im Gegensatz zum HCH werden mit diesem Wirkstoff anscheinend die Larven auf ihrem letzten Wanderungsabschnitt erfaßt. Der Wirkstoff soll nach 24 Stunden aus dem Körper über die Haut ausgeschieden sein[5]. Dies macht die späte larvicide Wirkung verständlich. Höhere Dosierungen als 100 mg/kg empfehlen sich nicht. Es kommt zu Durchfall und Milchrückgang, Erscheinungen, die nach 12 Stunden abklingen. Der chemotherapeutische Index scheint niedrig zu liegen[6]. Da der Wirkstoff bis zu vier Tagen in Milch und Fleisch geschlachteter Tiere nachzuweisen ist, entstehen für die Behandlung von Milchvieh gewisse Bedenken. Man wird sich wohl zunächst auf die Behandlung von Jungvieh, wenn dieses Verfahren weiterhin mit Erfolg und ohne tiergesundheitliche Bedenken geprüft worden ist, beschränken müssen. Auf alle Fälle wird eine bestimmte Karenzzeit, wie sie im Pflanzenschutz nach einer E-Behandlung für Ernteprodukte gefordert wird, einzusetzen sein, ehe die tierischen Produkte der menschlichen Ernährung zugeführt werden. Es besteht immerhin die Möglichkeit, zur Vermeidung von Häuteschäden als Schlachtvieh vor-

[4] Als phosphorsäureesterhaltiges Präparat wurde das Mittel unter der Bezeichnung „Dipterex" in die anerkannten Pflanzenschutzmittel aufgenommen. Inzwischen wurde es auch zur Dasselbekämpfung unter dem Namen „Neguvon" eingeführt. (Anm. während der Korrektur.)

[5] „ET 57", ein in seiner Wirkung dem „Neguvon" ähnliches Präparat der Fa. Dow Chemical Company, sowie „Emittol" (Delitzsch), ebenfalls ein Präparat auf Phosphonsäureester-Basis, sollen nach dem Referat von Kirchberg („Innerlich anzuwendende Insektizide", geh. am 27. 11. 57, Max-von-Pettenkofer-Institut, Berlin-Dahlem) allerdings über die Nieren ausgeschieden werden.

Auch „Butazolidin", ein Antirheumaticum, hat sich nach Schweizer Beobachtungen auf Kleiderläuse abtötend erwiesen. Es liegt daher durchaus im Bereich des Möglichen, daß sich die Parasitenbekämpfung am und im Tier und Mensch sich auf Tabletten wird umstellen können (vgl. auch Ref. E. Döhring, Anz. f. Schädlgs.Kde., 31, 6, Juni 58). (Anm. während d. Korrektur.)

[6] Nach neueren Untersuchungen des Richard-Götze-Institutes der Tierärztlichen Hochschule Hannover kann es zu Koliken, Speichelfluß, Inappetenz, Durchfall und anderen Nebenerscheinungen kommen, die jedoch i. allg. nach 24 Stunden abklingen. Schwere Fälle werden tierärztlich durch Atropinum sulfuricum 0,05–0,1 g s. c. behandelt.

Rosenberger (DTW, **63**, 429; 1956) berichtet von Versuchsserien, in denen bei einer p.o.-Einzeldosis von 75–100 mg/kg Körpergewicht nach dreimaliger Applikation im Vier-

gesehene Tiere noch wenige Tage oder Wochen vor der Schlachtung zu behandeln.

Dies gilt auch vom Diazinon (0,0-Diäthyl 0 [–2–Isopropyl–6–Methyl–4–pyrimidinyl] Thiophosphat; Bayer), das subkutan in Erdnußöl gelöst bzw. auch peroral von McGregor, Radeleff und Bushland getestet wurde. Die Ergebnisse gehen aus Tabelle 7 hervor.

Tabelle 7

Wirkung subkutaner und peroraler Diazinon-Gaben gegen Haut- und Wanderlarven

Art der Applikation	Dosis mg/kg	Behandelte Larven		Ausschlüpfen der Larven nach der Behandlung									
				1. Woche		2. Woche		3. Woche		4. Woche		5. Woche	
		gef.	tot	gef.	tot	gef.	tot	gef.	tot	gef.	tot	gef.	tot
subkutan	5	53	53	7	7	0	–	0	–	3	1	5	1
	10	28	28	5	5	7	7	10	8	0	–	0	–
	10	14	14	11	11	6	6	21	15	2	1	1	0
	25	8	8	6	6	9	9	15	15	28	17	7	0
	25	21	21	22	22	4	4	5	5	8	3	3	0
	50	21	21	5	5	8	8	10	10	11	4	6	1
	50	14	14	5	5	0	–	1	1	6	0	11	2
	50	21	21	0	–	0	–	0	–	8	0	13	0
peroral	25	73	68	0	–	0	–	0	–	0	–		
	10	8	8	9	9	6	4	2	0	2	0		

Sämtliche Hautlarven wurden bei den subkutanen Injektionen bei allen Dosierungen getötet. Auch Wanderlarven, die noch zwei Wochen nach der Behandlung sich als Hautlarven festsetzen wollten, wurden erfaßt. Während die 10-mg/kg-Dosierung bereits nach drei Wochen abklingt, sind sämtliche Dosierungen nach der 4. Woche subkutaner Injektion nicht mehr voll wirksam.

Auch die peroral verabfolgten Gaben zeigen bei der 25-mg/kg-Dosierung eine fast vollständige Abtötung bereits vorhandener Hautlarven. Überlebende Larven verließen die Beulen bald nach der Behandlung, noch ehe der Wirkstoff larvicid tätig sein konnte. Auch die Dosierung 10 mg/kg scheint

Fortsetzung Fußnote 6

wochenabstand (Dez., Jan., Feb.) gegenüber den Kontrolltieren ein Minderbefall von 95 %, nach einmaliger Applikation im Dezember ein solcher von 74,4 %, im Januar von 69,8 % und im Februar von 67,6 % erzielt wurde. Zwei im Jahre 1956/57 in Oldenburg und im Kreise Neustadt a. Rbge. durchgeführte Versuchsserien brachten folgende Ergebnisse:

Zahl u. Zeitpunkt der Behandlungen	% Minderbefall der behandelten Tiere gegenüber den Kontrolltieren Oldenburg	Neustadt a. Rbge.
1 × Nov. 56	74,4	69,0
1 × Dez. 56	72,0	53.0
1 × Jan. 57	75,8	29,0
3 × Nov. 56, Dez. 56, Jan. 57	87,7	96,9

Ein absolut sicherer Erfolg, der der Regenerationskraft der Hypodermen entspricht, wird mit diesem Wirkstoff und der p.o.-Methode auch nicht erzielt. Ebenfalls lassen sich Nachschübe auf der Weide nicht verhindern. Roosenberger (DTW, **64**, 19 v. 1. 10. 57) empfiehlt daher eine dreimalige Applikation im Nov.–Dezemb. bei den Jungrindern (75–80 mg/kg Körpergewicht). Aus milchhygienischen Gründen ist die Behandlung von Milchvieh nicht wünschenswert. Noch bestehender Befall mit Hautlarven läßt sich durch Rückenwaschungen mit 2 %-Neguvon (flüssig) beseitigen.

Die toxischen Erscheinungen werden allerdings von dritter Seite als noch bedenklich bezeichnet. (Anm. während d. Korrektur.)

noch eine Woche nach der Behandlung voll wirksam zu sein. Die Wirkung klingt jedoch in der 2. Woche schon ab.

Therapeutische Methoden

Während die Dasselbekämpfung vor dem zweiten Weltkrieg im wesentlichen an den Hautbeulen ansetzte, um in den Entwicklungszyklus der Parasiten einzugreifen, stehen ihr heute zwei Wege zur Verfügung. Sie hat zunächst das Ziel, methodisch am einzelnen, mit Hautbeulen befallenen Tier ansetzend, dieses Tier von seinem Schädling und den ihm dadurch zugefügten Schaden zu heilen. Dies ist gewissermaßen der individualmedizinische Weg. Naturgemäß haben hieran der Tierhalter und der Tierarzt das näherliegende Interesse. Wirtschaftlich sind weiterhin interessiert das Metzgergewerbe, der Häutehandel und die Lederindustrie, die zu allerletzt den gesamten Häuteschaden zu spüren bekommt. Der gruppenmedizinische Weg geht von der biologischen Vorstellung aus, die Generationsfolge der Hypodermen epidemiologisch, also in der biologisch festgelegten Ontogenese der Hypodermen so abreißen zu lassen, daß ihre Populationsstärke wirkungsvoll gesenkt wird. Die Hebung der Tiergesundheit und die Steigerung der Rentabilität des Rindviehstapels durch Beseitigung bzw. Nicht-aufkommen-lassen eines Befalls mit Hautlarven bzw. Wanderlarven ist somit eine Folge der biologisch fundierten Denkweise, die die gesamte Herde bzw. den Viehbesatz eines Befallsgebietes im Auge hat. Diese letzten Methoden schieben sich in den Vordergrund der Forschung und der Prüfung auf ihre optimale Anwendung in der landesbreiten Tierhaltung. Sie wurden daher in den vorhergehenden Kapiteln eingehender besprochen.

Medikamentös hatten sich die Derris-Präparate in der Hautbeulenbehandlung als Ganzwaschmittel scheinbar bewährt. Allerdings hatte sich in der Bewertung ein folgenschwerer biologischer Irrtum eingeschlichen, der den medikamentösen Erfolg larvicider Wirkung mit dem biologischen in der Hypodermen-Population gleichsetzte. Die Populationsstärke senkte sich nicht gleichsinnig dem larviciden Wirkungserfolg der Präparate. Insbesondere war das praktisch bedeutsame 3. Hautlarvenstadium mit Derismitteln nicht zu erfassen.

Nachdem Kühl, Wolff, Kamm, Reichenbach die hohe Wirksamkeit von HCH-Aufbereitungen im Einzelbeulenverfahren auch gegen das 3. Hautlarvenstadium erkannten und diese Ergebnisse von Seiler und Götzfried bestätigt werden konnten, kamen in der Waschbehandlung gegen sämtliche Hautlarvenstadien Götze, Enigk, Lührs u. a. zu gleichen Ergebnissen wie die Erstgenannten: Die Wirkung wasserverdünnter Mittel gegen die ersten beiden Stadien ist in der Waschbehandlung gering, gegen das dritte Stadium unwirksam. Präparate auf HCH-Basis sind „Bosan" (Cela), auf der Basis von Dieldrin-Derris „Dassel-Tox" (Stähler) u. a. Beide Präparate kamen in den Versuchen von Seiler und Götzfried bei 1300–1600 Tieren (Kühe, Jungvieh) im „Hintersteiner Tal", oberes Allgäu, bzw. auf Alpen im Landkreis Lindau zur Anwendung. Im Laufe von vier Jahren ließ sich der Befall von 12,66/Tier auf 5,66/Tier senken. Nähere Einzelheiten gehen aus Tabelle 8 hervor. Es sei dazu bemerkt, daß die Differenz von 239 Tieren, die sich aus den Zahlen von 1956 gegenüber 1953 ergibt, z. T. in der fortschreitenden

Tbc-Bekämpfung ihre Ursache hat, da die Reagenten mit dem Fortschreiten der Sanierung laufend von den Tierhaltern freiwillig ausgemerzt werden. Die Versuche ließen erkennen, daß außer wissenschaftlich fundierten Mitteln und Methoden, die technisch straffe Durchführung und Überwachung der Bekämpfungsorganisation zweifellos für den Enderfolg einer Tilgung bzw. Senkung wesentlich mittragend sind.

Tabelle 8

HCH (Bosan) und Dieldrin-Derris (Dassel-Tox) im Hintersteiner Tal (oberes Allgäu); Dasselbekämpfungsversuche im Einzelbeulenverfahren (Hauptner-Muto-Spritze) mit nach Seiler

Jahr	Ausgetriebene Tiere	Befallene Tiere	Zahl der Dasseln absolut	Prozentzahl; 1953 = 100 % gesetzt	Beulen je befall. Tier
1953	1611	785	9941	100 %	12,66
	(988 Stück Jungvieh)	(412)	(4915)		(11,92)
	(623 Kühe)	(373)	(5026)		(13,47)
1954	1533	782	4944	49,7 %	6,32
	(938 Stück Jungvieh)	(407)	(2909)		(7,14)
	(595 Kühe)	(375)	(2035)		(5,42)
1955	1454	373	2071	20,8 %	5,55
	(904 Stück Jungvieh)	(213)	(1470)		(6,90)
	(550 Kühe)	(160)	(601)		(3,75)
1956	1372	242	1432	14,4 %	5,66
	(877 Stück Jungvieh)	(174)	(1084)		(6,22)
	(495 Kühe)	(68)	(348)		(5,10)

Anm. Kontrollergebnisse 1956: Aufgetriebene Tiere 1372 mit insgesamt 1432 Dasselbeulen; davon im Vorjahr behandelt: 661 Tiere, davon 65 Tiere mit 136 Dasseln befallen = 9 %; im Vorjahr nicht behandelte Tiere: 711, davon 177 Tiere mit 1296 Dasseln befallen = 91 %.

Unter Berücksichtigung der in der Anm. niedergelegten Tatsachen, ist die Gesamtsenkung bei den fortlaufend behandelten Tieren wesentlich günstiger, als er in der auf 1953 bezogenen Prozentzahl und der Zahl der Beulen je befallenen Tier zum Ausdruck kommt. Der gegen das Einzelbeulenverfahren gemachte Einwand zu großer Umständlichkeit ist nicht stichhaltig, da geübte Entdassler 100–110 Tiere/Stunde behandeln können.

Lührs führte im Oldenburger Gebiet, insbesondere auf ostfriesischen Inseln, u. a. Versuche mit Schaumgummidecken durch bzw. mit gummierenden Mitteln, denen ein SO_2-abspaltendes Präparat zugefügt wurde. Die Mittel sollen schnell trocknen, elastisch und dehnbar bleiben und einen Film bilden. Das Verfahren wurde unter DBP 924113 v. 28. 1. 53 zum Patent angenommen.

Worden ließ, beginnend im Jahre 1952, ein kombiniertes Phenothiazin-Hexachloräthan-Zinn-Dilaurat („Hypocotin"; W. Gregory) bzw. Phenothiazin-Hexachloräthan-Mischungen („Minel"; I. C. I.) oder verschiedene andere Phenothiazin-Aufbereitungen, die als perorale, vermicide Mittel weitgehend in Gebrauch standen, auf ihre larvicide Wirksamkeit gegen Hypoderma prüfen. Die Ergebnisse, unter deutschen Verhältnissen mit deutschen Präparaten von Enigk, Lührs, Rosenberger u. a. mit negativem Aus-

gang nachgeprüft, sind widersprechend. Neben solchen Befunden, in denen die behandelten Tiere (es handelt sich immerhin um einige hundert Fälle) keine einzige Dasselbeule aufweisen, hingegen die Kontrolltiere von 1–42 Dasselbeulen befallen sind, fielen auch sehr unklare und negative Versuchsresultate an. Ein Unterschied zwischen Hypod. bovis- und Hypod. lineatum-Larven bzw. ein solcher zwischen den geprüften Tierrassen oder Altersstadien ist nicht erkenntlich. Die Widersprüche sind offenbar. Lediglich die erstgenannte Aufbereitung scheint etwas sicherer in der Wirkung zu liegen. Wie bei der Besprechung der p. o.-Versuche mit HCH-Mitteln bereits erwähnt, scheint der Applikationstermin eine Rolle zu spielen. Es ist z. Zt. jedoch schwer, die Widersprüche in den Befunden aufzuklären, so daß diese p. o.-Methoden zwar erfreuliche Möglichkeiten in Aussicht stellen, jedoch noch nicht praxisreif sind.

Der gegenwärtige Stand der Bemühungen um neue Wege in der Dasselbekämpfung läßt somit folgende *praktische* Möglichkeiten bereits erkennen:

1. Beachtung der biologischen und tierhygienischen Verhältnisse in der Weidetechnik (Nachtweide, Einstallungsmöglichkeiten, große, *viel* Schatten spendende Unterstände) zur Vermeidung des Anfliegens und der Eiablage der Hypodermen.
2. Therapeutisch wirkende Waschbehandlungen mit gut aufbereiteten und voll wirksamen Derris-Mitteln sowie HCH-Aufbereitungen bzw. solche auf kombinierter Dieldrin-Derris-Basis im Einzelbeulenverfahren (erste Möglichkeit der Unterbrechung des Entwicklungszyklus).
   Diese Methoden sind vor Austrieb (Stallabdasselung) *und* während der Weidezeit in vierwöchentlichen Abständen (Ende Mai bis Ende August) durchzuführen. Ohne diese sommerlichen Nachbehandlungen ist der Erfolg überhaupt in Frage gestellt, da u. a. die sog. Nachschübe unberücksichtigt bleiben.
3. Prophylaktisch wirksame Sprüh- und Kaltnebelbehandlungen der Tiere mit HCH und komb. HCH-DDT-Mitteln während des sommerlichen Weideganges. Es ist anzunehmen, daß Chlordan bzw. Toxaphen und andere Wirkstoffe bei entsprechender Aufbereitung ähnlich verwendbar sind (zweite Möglichkeit der Unterbrechung).
4. Entsprechend hochdosierte, gezielte Flächenbehandlungen auf den konstant zu haltenden, kleineren, nächtlichen Lagerplätzen des Viehes und ihrer nächsten Umgebung (dritte Möglichkeit der Unterbrechung).
   In erfolgversprechenden Versuchsstadien stehen:
   A. Perorale Methoden mit HCH, Phosphorsäure-Estermitteln und speziellen Phenothiazin-Aufbereitungen englischer Herstellung.
   B. Gleichlaufende subcutane Injektionsverfahren mit HCH und anderen Wirkstoffen (E-Basis).
   Nach Bouvier hat sich zur Nachdasselung auf der Weide auch eine Salbe auf HCH-Basis gut bewährt und die fast völlige Vernichtung der Hypodermen in einem begrenzten Alpraum erzielt (Schweizer Archiv f. Tierheilkunde, fasc. 1, vol. 98, 1956).

Bei günstigem, praxisreifem Ausgang würden diese Methoden eine vierte Möglichkeit verwirklichen, den Entwicklungskreislauf der Parasiten zu unterbrechen.

Ein weitplanendes Versuchsprogramm hätte noch zu berücksichtigen:

a. Aufklärung der genetischen Grundlagen (durch entsprechende züchte-

rische Untersuchungen) der Dasselresistenz. Auch sollte die Dasselresistenz in das Gesamtbild einer Konstitutionszüchtung in den reinen Grünlandgebieten aufgenommen werden.

b. Klärung der mitgeteilten Möglichkeiten einer biologischen Dasselbekämpfung durch Überparasiten.

c. Den Erfolgen in der screwworm-Bekämpfung (Curaçao; Florida) folgend analoge Planung und Durchführung von Bekämpfungen mit radioaktiv sterilisierten Hypoderma-Puppen.

d. Austestung von weiteren Sprüh- und Nebelmitteln, die regen-, temperatur- und strahlungsbeständiger sind und am Haarkleid und auf der Haut der Tiere einen 6–8wöchentlichen Film hinterlassen, der die Invasion von Schlüpflarven über diese Zeit sicher verhindert.

Der internationale Austausch und die Zusammenarbeit vieler Stellen ist zwar auf dem Gebiete der Hypodermen-Forschung recht erfreulich. Da aber, abgesehen von zwei französischen Forschungseinrichtungen, die Hypodermenforschung fast durchweg neben der übrigen Berufsarbeit mitgetragen wird, wäre es durchaus denkbar, auf internationaler Ebene in Forschung und Organisation institutsmäßig eine Stelle zu schaffen, der es, ausgestattet mit entsprechenden Mitteln, zentral möglich wäre, das Weltproblem der Hypodermen anzugehen.

Zusammenfassung

1. Es wird über die Verbreitung der Rinderdasselfliegen und über die derzeitigen Schäden durch Dassellarvenbefall beim Rind und der Ziege in einigen europäischen und außereuropäischen Ländern (Dänemark, Deutschland, England mit Wales, Frankreich, Irland, Österreich, Schottland, Schweiz; Vereinigte Staaten von Amerika, Indien) berichtet.
2. Unter Darlegung der biologischen und ökologischen Verhältnisse der Rinderdasselfliegen und der genetisch bedingten Bereitschaft bzw. Abwehr seitens der Wirtstiere, die Parasiten aufzunehmen, werden indirekte, biologische und züchterische Bekämpfungsmöglichkeiten diskutiert. Die Notwendigkeit eines weiteren Ausbaues internationaler Zusammenarbeit in Forschung und Bekämpfung wird betont.
3. Invasionsprophylaktische Maßnahmen waren bis zum Vordringen neuzeitlicher Insektizide nicht möglich. Analog dem Wandel in der Ektoparasitenbekämpfung und besonders in der Räudebekämpfung am Tier schufen erste Versuche mit HCH (Deutschland) und DDT (Frankreich) die Basis für umfassendere Großversuche. Als Applikationsform haben sich für die Hand des Laien Sprüh- und Kaltnebeltechniken als wertvoll erwiesen. Gleichzeitig wurde ihre Bedeutung für die prophylaktische Bekämpfung der Kriebelmücken und Magendasseln erkannt. Kombimittel scheinen die Wirksamkeit sicherer zu stellen als Aufbereitungen reiner Wirkstoffe.
4. Innertherapeutisch wirksame Methoden (peroral bzw. subcutan) mit larvicider Wirkung gegen Früh- und Spätstadien der Wanderlarven befinden sich z. Z. in praktischer Prüfung. Auch sie erscheinen – besonders mit Ester-Präparaten – erfolgversprechend, während Phenothiazin-Aufbereitungen (p. o.) widersprechende Ergebnisse lieferten.

Wenn diese Methodik praxisreif gemacht werden kann, wird sie die übrigen Bekämpfungsmöglichkeiten grundlegend und entscheidend unterstützen, vielleicht sogar entbehrlich machen können.

5. Statistische Ergebnisse der Ganzwaschung mit Derris-Mitteln sind in der Beurteilung des Larvenbefalls beim Rind zweifellos in ihrer biologischen Fernwirkung überschätzt. Die larvizide Wirkung gegen das 1. und 2. Hautlarvenstadium darf nicht gleichgesetzt werden mit einer gleich starken biologischen Auswirkung auf den zukünftigen Larvenbefall.
   Bei straffer Führung der Bekämpfungsorganisation hat sich die Einzelbeulenbehandlung als höchst wirksam bestätigt. Gegenüber der Rückenganzwaschung ist sie nicht arbeitsaufwendiger.
6. Nachdasselungen und prophylaktische Maßnahmen müssen therapeutische Methoden während der sommerlichen Weidezeit ergänzen. Ohne sie wird jeder fernwirkende Erfolg von Bekämpfungsmaßnahmen nach dem derzeitigen Stand der Forschung grundsätzlich in Frage gestellt.

Summary

The distribution of two cattle Warble flies and the present damage caused to cattle and goats by Warble fly in several European and non-European countries (Denmark, Germany, England and Wales, France, Ireland, Austria, Scotland, Switzerland, U.S.A. and India) is described. The necessity for improving international co-operation in research and control is discussed. Trials with BHC (Germany) and DDT (France) provide the bases for comprehensive tests. Spray and mist (Kaltnebelverfahren) applications have proved useful. They also serve for the prophylactic control of Simuliids and Horse Bot flies. Effective internal therapeutic methods (oral or subcutaneous) with a larvicidal effect against early and later larval stages are still under examination. Prophylactic methods must supplement therapeutic methods during the summer grazing time. Without these, it is doubtful whether control would be persistent.

Literatur

1. Barke, A. (1954): Versuche mit Lorbeeröl zur Verhinderung des Dasselbefalls bei Rindern. Bericht an die Interessensgemeinschaft für Lederforschung u. Häuteschädenbekämpfung, Reutlingen.
2. Bartels, E. (1947): Welche geeigneten Präparate stehen uns heute zur wirksamen Bekämpfung der Dasselplage zur Verfügung? Dtsch. Tierärztl. Wschr. **54**, 147–149.
3. Borchert, A. (1953): Die Dasselfliegen des Rindes. Übersichtsreferat unter Berücksichtigung der neueren Literatur. Mhefte Vet. Med. **8**, 53–59, 73–77.
4. Döhring, E. u. Zureck, P. (1951): Über prophylaktische Behandlung von Rindern und Pferden gegen Hypoderma- und Gastrophilus-Befall. Ztschr. hyg. Zool. **39**, 195–199.
5. Enigk, K. (1949): Zur Dasselbekämpfung beim Rinde. Mhefte Tierhk. **1**, 16–25.
6. — (1952): La lutte contre l'hypodermose. Off. Internat. Epizoot. Rapp. àla XX. Sess., R. Nr. 256.
7. — (1953): Versuche zur Bekämpfung des Dasselbefalles der Rinder. Berl. Münch. Tierärztl. Wschr. 49–53.
8. — u. Pfaff, W. (1954): Bau und Zusammensetzung der Larvencuticula von *Hypoderma bovis (Oestridae)*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, Bd. 43, S. 124–153.

9. O'Flaherty, Fr. (1955): Dassellarven. Bericht a. Interessensgemeinschaft für Lederforschung und Häuteschädenbekämpfung, Reutlingen.
10. Franzenburg, H. P. (1956): Ein Beitrag zur Dasselbekämpfung. Tierärztl. Umschau, z. Z. i. Druck.
11. Gansser, A. (1951): Dasselfliegen. Biologie, Schäden und Bekämpfung von Oestriden. Verl. d. schweiz. Häuteschädenkommission, Zürich.
12. Gebauer, O. (1953/54): Zur Biologie der Rinderdasselfliegen. Ztschr. d. Humboldt-Universität. Berlin, **3**, 79–83.
13. — (o. J.): Grundsätzliches zur Dasselfliegen-Bekämpfung. Bericht a. Interessensgemeinschaft f. Lederforschung und Häuteschädenbekämpfung, Reutlingen.
14. — (1955): Theorie und Praxis der Bekämpfung der Dasselplage. Rückblick und Ausblick. Wien, Tierärztl. Mschr. **42**, 292–304.
15. Götze, R. (1951): Zur Bekämpfung der Dasselfliege. Tierzüchter **3**, 305.
16. — Merkt, H. u. Strütt, O. (1952): Zur Dasselfliegenbekämpfung. Dtsch. Tierärztl. Wschr. **49**, 316–318.
17. Gregoire, C. (1950): Der Kampf gegen die Dasselfliegen in Belgien. Intern. Hide u. Allied Trades Improvement Society.
18. Guilleaume, A. (1948): Sur une nouvelle methode de traitement de l'hypodermose bovine. Bu., Acad. Vèt. **21**, 81.
19. Käpernik, W. (1949): Die Wirksamkeit von Sebacil gegenüber verschiedenen Ektoparasiten der Haustiere. Vet. Diss. Hannover.
20. Kamm, L. (1952): Neue Untersuchungen zur Dasselbekämpfung. Anz. Schädlgskde. **25**, 81–84.
21. Knipling, E. F. (1953): The larval stages of *Hypoderma lineatum* Devillers and *Hyp. bovis* De Geer. I. Parasitology 21, 70–82.
22. Kühl, R. (1949): Beiträge zur Biologie und Bekämpfung der Rinderdasselfliegen *Hypoderma bovis* und *Hyp. lineatum*. Anz. Schädlgskde. **22**, 74–78.
23. — (1949): Die Prophylaxe in der Dasselbekämpfung. Anz. Schädlgskde. **22**, 185–190.
24. — (1950): Zum Problem der Prophylaxe in der Dasselbekämpfung. Tierärztl. Umschau **5**, 7/8, 125–128.
25. — (1950): Vorbeugende Dasselbekämpfung. Lederjournal, 1/2, 5–6.
26. — (1951): Zur Dasselbekämpfung 1951. Auf der Alpe, 4, 23–26.
27. — u. Seiler, R. (1951): Abdasselungsversuche auf Allgäuer Alpen im Sommer 1951. Auf der Alpe, 11, u. 12, 81–85, 90.
27a. – u. Seiler, R. (1952): Ergebnisse der Abdasselungsversuche auf Allgäuer Alpen (1951). Auf der Alpe, 78–79, 83–84.
28. Kühl, R. (1953): Der Stand der Dasselbekämpfung in der Bundesrepublik. Tierzüchter **5**, 113–115.
29. — (1952): Der augenblickliche Stand der Dasselbekämpfung in Westdeutschland. Anz. d. Schdlgskde. **25**, 12, 177–182.
Berl. u. Münch. Tierärztl. Wschr. **8**, 126–130.
30. — (1954): Das Zeitproblem in der Dasselprophylaxe. Anz. f. Schdlgskde. **27**, 1, 7–8.
31. — (1955): Chemische oder biologische Bekämpfungsmaßnahmen? Allgäuer Bauernblatt **23**, 30, 494–496.
32. Lienert, A. (1952): Die Dasselplage. Herausgeb. Österreichisches Produktivitäts-Zentrum, Wien.
33. Basch, Erw. (1953): Lavicida *(Hypoderma bovis)*. Vet. med. Dissert. Wien.
34. Maneth, E. J. (1954): Dasselbekämpfungsversuch mit Chloroderm A. Tierärztl. Hochschule, Wien.
35. Kohstall, B. (1952): Biologie, wirtschaftliche Bedeutung und Bekämpfung der Dasselfliegen. Dipl. Arbeit, Kiel.
36. Lührs, E. (1950): Ausprüfung von Mitteln zur Bekämpfung der Dasseln des Rindes. Berl. u. Münch. Tierärztl. Wschr., 69.
37. — (1951): Neue Wege der Dasselbekämpfung. Neue Mitt. Ldwschaft **6**, 243.
38. — (1952): Dasselbekämpfung 1952. Mitt. Ldwschaft **67**, 279.
39. — (1954): Die Bekämpfung des Dasselbefalls in Westdeutschland. Prakt. Tierarzt, 81–85.
40. — (o. J.): Dasselbekämpfung 1953/54. Bericht an die Interessensgemeinschaft für Lederforschung u. Häuteschädenbekämpfung, Reutlingen.
41. — (1955): Einsatz des Dasselwagens im Raum Weser-Ems. Bericht an die Interessensgemeinschaft für Lederforschung und Häuteschädenbekämpfung, Reutlingen.
42. — (1955): Bekämpfung der Dasselschäden. Prakt. Tierarzt, 86–88.

43. — (1955): Bekämpfung der Dasselplage 1955. Bericht an die Interessensgemeinschaft für Lederforschung und Häuteschädenbekämpfung, Reutlingen.
44. Magat, A. (1954): Du nouveau dans la lutte contre le varron. Revue technique des industries du cuir **1**, 189 ff.
45. McGregor, Radeloff u. Bushland (1954): Einige Phosphorverbindungen als Insectizide gegen Dassellarven (Übersetzung). Journal of Economical Entomology, Juni 1954.
46. Mehls, H. J. u. Holl (1951): Dasselbekämpfungsversuche beim Rind durch perorale Hexachlorcyclohexan-Gaben. Berl. u. Münch. Tierärztl. Wschr., 69–70.
47. Mehls, H. J. u. Reichenbach, M. (1953): Untersuchungen zur prophylaktischen Dasselbekämpfung. Tierärztl. Umschau **8**, 47–48.
48. Merkel, K. (1954): Besprühungen von Weiderindern sowie medikamentöse Abdasselung bei Niederungsrindern und einigen Rentieren. Vet. med. Diss. Hannover.
49. Neumann, W. (1949): Versuche zur Bekämpfung des Dasselbefalls beim Rinde. Vet. med. Diss., München.
50. Reichenbach, M. (1953): Untersuchungen zur prophylaktischen Dasselbekämpfung. Vet. med. Diss., München.
51. Rosenberger, G. (1955): Gedanken zur Dasselbekämpfung. Leder- und Häutemarkt **7**, H. 9.
52. Sagoschen, J. A. u. Weiler, F. (o. J.): Über die Dasselfliege und einen Plan zur Bekämpfung derselben. Österreichische Lederzeitung.
53. Schmid, F. u. Hieronymi, E. (1949): Diagnose und Bekämpfung der parasitären Krankheiten unserer Haustiere. 5. Aufl., Verl. R. Schoetz, Berlin.
54. Frickhinger, H. W. (1955): Leitfaden der Schädlingsbekämpfung. 3. Aufl., Wissenschaftl. Verlags.Gesllsch., Stuttgart.
55. Seiler, R. (1954): Versuche zur Bekämpfung der Dasselfliege im Allgäuer Raum (1953/54). Bericht an die Interessensgemeinschaft für Lederforschung und Häuteschädenbekämpfung, Reutlingen.
56. — (1955): Versuche zur Dasselbekämpfung 1954/55. Bericht an die Interessensgemeinschaft für Lederforschung und Häuteschädenbekämpfung, Reutlingen.
57. Strütt, O. F. (1951): Neue Versuche zur Bekämpfung des Dasselbefalls beim Rinde. Vet. med. Diss., Hannover.
58. The leather trade's review (1955); Nr. 3610, 595: Bekämpfung der Dasselfliege in Indien (Übersetzung).
59. — (1955); Nr. 3615, 134: Dasselbekämpfung in England (Übersetzung).
60. — (1955); Nr. 3617, 249: Regierung und Dasselfliegenaktion (Übersetzung), Bekämpfungsversuche auf der Insel Wight.
61. Wetzel, R. (1950): Biologische Grundlagen der Dasselbekämpfung. Vet. med. Nachr., 1, 1–6.
62. — (1953): Zur Verbreitung von *Fasciola hepatica, Dictiocaulus viviparus, Hypoderma bovis* und *H. lineatum* im Lande Nordrhein-Westfalen. Vet. med. Nachr., 3/4, 133–138.
63. Wolf, G. (1950): Dasselbekämpfung mit Kontaktinsektiziden. Dtsch. tierärztl. Wschr. **57**, 261–263.
64. Woorden, A. N. (1954): Bericht über englische Versuche zur Dasselbekämpfung. Protokolle zur I.H.A.T.I.S.-Tagung, 1954, Edinburgh.
65. Verschiedene Berichte und Sitzungsprotokolle zur I.H.A.T.I.S.-Tagung, Edinburgh (1954), über die Bekämpfung der Dasselfliegen in verschiedenen europäischen und außereuropäischen Ländern, freundlich zur Verfügung gestellt von der Interessensgemeinschaft für Lederforschung und Häuteschädenbekämpfung, Reutlingen.
66. Zeller (1956): Kampf den Dasseln. Bericht über eine Arbeitstagung der deutschen und österreichischen Dasselexperten am 13./14. 7. 56 im Allgäu. Auf der Alpe **8**, 49–53.

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für biologische Schädlingsbekämpfung, Darmstadt

Eignen sich Kartierung und Serienphotographie von Tannenläusen für Massenwechselstudien?

(Zugleich Erwiderung auf einen Aufsatz von H. Pschorn-Walcher und H. Zwölfer)

Von J. Franz und H. Karafiat

Die kombinierte Verwendung von Kartierung und Serienphotographie für populationsdynamische Studien an sessilen Arthropoden (4, 5, 6) ist eine neuartige Methode in der Entomologie. Sie beruht im wesentlichen darauf, repräsentative Ausschnitte der Gesamtpopulation, die teils gegen bestimmte Mortalitätsfaktoren geschützt, teils ungeschützt weiterleben, laufend unter dem stereoskopischen Mikroskop (Binokular) zu beobachten, Zunahme, Abnahme und stadienmäßige Verteilung in kürzesten Zeitabschnitten zu kartieren und die Mortalitätsursachen hierbei festzustellen; dazu kommt eine dokumentarische Erfassung des Gesamteindrucks der Probeflächen durch photographische Aufnahmen in regelmäßigen Abständen. Seinen vollen Wert erhält das Verfahren also erst durch die gleichzeitige Kartierung und Serienphotographie, da jedes der beiden Teilverfahren allein mit Nachteilen behaftet ist, die durch das andere ausgeglichen werden (vgl. 4).

Wie es häufig nach der Bekanntgabe neuer Methoden geschieht, zeigt erst die dazu geäußerte Kritik, ob man die Einzelheiten ausführlich genug geschildert hat und ob nicht Dinge, die den Verfassern selbstverständlich erschienen, zumal wenn sie drei Jahre nach der Methode gearbeitet haben, unerwähnt geblieben sind.

In diesem Sinne ist also die ausführliche kritische Stellungnahme von H. Pschorn-Walcher & H. Zwölfer (11) zu unserer Arbeit zu begrüßen, da sie Gelegenheit gibt, offenbar erwünschte Details nachzutragen und einige grundsätzliche Fragen der Methode von Populationsstudien zu diskutieren. Allerdings begnügen sich unsere Kritiker nicht mit der Frage nach methodischen Einzelheiten, sondern bezweifeln den Wahrheitsgehalt unserer Kartierungen. Man sollte erwarten, daß vor der Publikation solcher Angriffe folgende drei Voraussetzungen erfüllt waren: a. Die kritisierten Arbeiten sind gründlich gelesen worden, b. die Ergebnisse sind am gleichen Objekt und c. mit der gleichen Methode nachgeprüft worden. Wir wollen im folgenden sehen, wie weit diese Voraussetzungen zutreffen und welche ergänzenden Angaben zum besseren Verständnis unserer Methode notwendig sind.

Zur Artfrage der untersuchten Tannenläuse stellen Pschorn-Walcher & Zwölfer einleitend fest, daß die Überprüfung der von uns als *Dreyfusia piceae* Ratz. bezeichneten Tiere „nur die Gegenwart von *D. merkeri* Eichhorn zeigte (9, [S. 266]) (Original englisch, Zitate hier und im folgenden in

deutscher Übersetzung). Diese Bemerkung ist in zweifacher Hinsicht unkorrekt:

a. Wir bezeichnen unsere Tannenläuse nicht als „*Dreyfusia piceae* Ratz.", sondern als „*Adelges (Dreyfusia) piceae* (Ratz.)" (6), wobei der wesentliche Unterschied in der Beachtung von Art. 23 der Internationalen Nomenklaturregeln besteht, der das Einklammern der Autorennamen vorschreibt, wenn sich der Gattungsname geändert hat; wenn unsere Kritiker dieser Regel nicht zu folgen bereit sind, sollten sie wenigstens bei Zitaten und im Literaturverzeichnis[1] die Schreibweise der von ihnen zitierten Autoren respektieren.

b. Wenn man schon zu der sonst ungewöhnlichen Methode greift, sich das Material von der Feldstation von Kollegen ohne deren Wissen zu besorgen und das Ergebnis der Nachbestimmung dann ohne vorherige Unterrichtung zu publizieren (9), dann sollte man aus dem abweichenden Ergebnis uns keinen Vorwurf machen: war doch beim Abschluß unseres Manuskriptes noch keine Beschreibung von *D. merkeri* Eichhorn veröffentlicht. Dazu kommt, daß die am Stamm ablaufenden, von uns allein behandelten Lebensvorgänge der neuen Art praktisch denen von *D. piceae* (Ratz.) gleichen. Nach Pschorn-Walcher & Zwölfer (l. c.) hat *D. merkeri* allerdings eine zahlenmäßig geringere Herbstgeneration, da bei ihr eine Anzahl Junglarven vom Frühling des einen Jahres bis zum folgenden Jahr in Diapause verbleiben sollen. Da diese verlängerte Ruhezeit 1954 bei weniger als ein pro mille der vielen tausend von uns individuell im Freiland überwachten Tieren vorkam, 1955 gar nicht, lassen wir es offen, ob die Nachbestimmung der Art falsch war oder ob das angegebene Kennzeichen der verlängerten Diapause bei Teilen der Population eben doch kein allgemeines ist. An den von uns untersuchten Tannenstammläusen in Knoden vollzog sich am Stamm der Generationsablauf jedenfalls so, wie er auch heute noch von Pschorn-Walcher & Zwölfer für *Dreyfusia piceae* (Ratz.) angegeben wird. *Für die eigentliche Fragestellung unserer Arbeit ist daher dieses Problem der endgültigen Namensgebung irrelevant.*

Die Leistungsfähigkeit der Prädatoren als Mortalitätsfaktoren zu prüfen, war eines der wesentlichen Anliegen unserer Untersuchung. Wir bezeichneten sie, zusammen mit der Wirkung des Rindenzustandes, als „Schlüsselfaktoren" für den Ablauf des Massenwechsels unter normalen Witterungsbedingungen. Pschorn-Walcher & Zwölfer halten sich bei der Überprüfung dieser unserer Schlußfolgerung an unsere Abb. 14 und 9 (6). Diese Bilder zeigen die Kartierungen der Populationsentwicklung auf derselben ungeschützten Fläche (51c) im Sommer und Herbst 1954 bzw. im Jahre 1955. Die Autoren bemerken richtig, daß im November 1955 mehr als doppelt soviel Neosistentes in die Überwinterung gingen als 1954 und verbinden damit die allgemein formulierte Schlußfolgerung, daß die Räuber nur den Populationsüberschuß vernichten. Die 67 lebenden Tannenläuse (s_1) je cm², die im November 1955 registriert worden sind, würden die „carrying capacity" für erwachsene Läuse weit überschreiten, „die etwa 30–40 Läuse je cm² beträgt" (S. 266).

Hierzu ist zu bemerken, daß auch uns der Populationsanstieg der Neosistentes von Herbst 1954 auf Herbst 1955 nicht entgangen ist. Weil in diesem Zeitraum die s_1-Stadien zunahmen und die für die weitere Vermehrung wichtigeren Altläuse (s_4 = ad.) nicht wesentlich abnahmen, brachten wir die

[1] 4 Fehler in den 5 zitierten Arbeiten von uns lassen den Verdacht aufkommen, daß die Arbeit etwas eilig geschrieben worden ist.

Entwicklung auf dieser Fläche als *Beispiel für die „Vorgänge innerhalb einer Läusepopulation bei kontinuierlichem Befall"* (6 [S. 481 u. 485]). Unter dieser Überschrift kann man beim besten Willen nicht Beispiele für die entscheidende reduzierende Wirkung der Prädatoren erwarten (vgl. oben S. 100, Grundvoraussetzungen a.).

Auch in unserer Abb. 20 nebst zugehörigem Text S. 499 hatten wir darauf hingewiesen, daß eine ganze Zeitlang vor dem endgültigen Zusammenbruch die Populationsdichte der Stammläuse noch zunimmt, obwohl die Räuberwirkung allmählich ansteigt und die Eignung der Nährpflanze als Nahrungssubstrat langsam nachläßt.

Bevor wir auf unsere eigentlichen Beispiele für eine entscheidende Prädatorenwirkung eingehen, sei die Bemerkung über die „carrying capacity" der Rinde (Aufnahmefähigkeit) und ihren Schwellenwert kurz diskutiert. Die Frage lautet: Läßt sich für die Tannenläuse ein solcher Schwellenwert angeben und, wenn ja, ist er für *D. nüsslini* und für andere Arten der Gattung gleich?

Unserer Arbeit (6) ist zu entnehmen, daß wir es vermieden haben, diesen an sich naheliegenden und in der quantitativen Ökologie gebräuchlichen Ausdruck „carrying capacity" zu verwenden, obwohl wir über weit mehr Daten zur Besiedlungsdichte nebst Verlauf der Sterblichkeit verfügen, als sie bis jetzt von anderer Seite vorliegen. Der Grund ist der, daß man logischerweise nur berechtigt ist, eine Zahl für die Aufnahmefähigkeit eines Substrates für eine bestimmte Bevölkerung anzugeben, wenn diese Aufnahmefähigkeit durch die Bewohner selbst nicht in kurzer Zeit verändert wird. Gerade das tritt hier aber ein, wie Balch (1), Kloft (7, 8) und wir (6) zeigen konnten. Die Eignung der Rinde für die Besiedlung durch Tannenläuse nimmt im Laufe einer Massenvermehrung erst zu, dann ab, was dazu führt, daß auf einer gleich großen Fläche zuerst laufend mehr Individuen zu leben vermögen, später immer weniger. Auch Pschorn-Walcher & Zwölfer kommen bei ihren Übertragungsversuchen mit *D. piceae* und *D. nüsslini* zu entsprechenden Ergebnissen. Um so unverständlicher ist es, daß sie auf der zahlenmäßigen Angabe einer maximalen Aufnahmefähigkeit für Tannenläuse bestehen, die dem Wesen der Wechselbeziehung zwischen Tannenstamm und Tannenlaus nach gar *nicht als Konstante existieren kann, da die entscheidende Bezugsgröße* (eben die physiologische Eignung der Rinde) *variiert.* Außerdem bestätigten die genannten Autoren unsere Beobachtung (S. 495) einer unterschiedlichen „physiologischen Leistung" der Läuse je nach ihrer Ernährung selbst (11, [S. 271, 272]). Solange man diese Qualitäten der Rinde und der Läuse nicht quantitativ fassen kann, sind somit Zahlenangaben für die maximale Aufnahmefähigkeit der Rinde sinnlos.

Dazu kommt der Versuch der Verfasser, Werte der aktuellen Besiedlungsdichte, die sie bei *D. nüsslini* gefunden hatten (S. 260), ungeprüft auf unsere Lausart zu übertragen. Bei der bekannten unterschiedlichen Beeinflussung der *Zweig*rinde durch saugende Läuse der drei hier erwähnten Arten, ist es von vornherein nicht ausgeschlossen, daß auch die *Stamm*rinde auf sie verschieden reagiert, wodurch wiederum die maximale Aufnahmefähigkeit der Rinde beeinflußt würde. Bei der Übertragung solcher Beobachtungen vor allem von *D. nüsslini* auf die beiden anderen Arten der Gattung ist jedenfalls Zurückhaltung anzuraten.

Angesichts dieser Unsicherheitsfaktoren, die weder die Verwendung bestimmter Zahlenwerte einer „carrying capacity" für die einzelnen Stadien

einer Art noch gar für mehrere Arten gemeinsam erlauben, haben wir den umgekehrten Weg eingeschlagen. Die Schnelligkeit der Ansiedlung und die schließlich erreichte Besiedlungsdichte der Neosistentes bei Überangebot auf einer räuberfreien, begrenzten Fläche *diente uns als Maß für die augenblickliche Eignung der Stammrinde für die Läuseansiedlung* (S. 494–496). Ein ähnlicher Gedanke liegt (wenn auch unzitiert) den Ansiedlungsversuchen von Pschorn-Walcher & Zwölfer zugrunde; auch hierbei beurteilten sie den Rindenzustand ihrer verschiedenen Stämme nach dem Erfolg der Ansiedlung einer bestimmten Zahl Neosistentes. In wichtigen Fällen wurden bei uns solche Befunde durch mikroskopische Rindenuntersuchungen überprüft (S. 496).

Die für den Nachweis überwiegender Räuberwirkung beim Zusammenbruch besonders wichtige Abb. 18 unserer Arbeit (6) wird von Pschorn-Walcher & Zwölfer (11) nur kurz behandelt (S. 266–267). Sie vertreten die Ansicht, daß die mitgeteilten Befunde, vor allem der plötzliche Zusammenbruch auf der ungeschützten, im Vergleich zum Weiterbestehen des Besatzes auf der geschützten Fläche wohl durch den Rindenzustand bedingt gewesen sei und verweisen dabei als Begründung auf Widersprüche zwischen unserem Text und Abb. 18 sowie phänologische Unterschiede zwischen der Räubertätigkeit in der Schweiz und unseren Angaben auf Abb. 18.

Hierzu ist zu sagen, daß sich unser Text S. 483, der Abb. 18 widersprechen soll, auf einen anderen Stamm und eine andere Fläche (51c) bezieht, wie aus der Abschnittsüberschrift zu entnehmen ist. Daß die Vorgänge auf den verschiedenen Stämmen nicht immer gleichzeitig ablaufen und auch bei gleichzeitigen Vorgängen quantitative Unterschiede bestehen, ist jedem geläufig, der sich eingehend mit Tannenläusen beschäftigt hat. Außerdem geht das aus den von uns publizierten Kartierungen eindeutig hervor.

Ergänzend sei bei dieser Gelegenheit noch mitgeteilt, daß unsere 39 regelmäßig kartierten und photographierten Probeflächen (vgl. S. 473 unserer Arbeit) auf 15 verschiedenen Stämmen lagen und daß die fast stets in unserer Arbeit angegebene Versuchsnummer zugleich den Stamm kennzeichnet. Die einzelnen Flächen eines Stammes unterscheiden wir durch die Buchstaben a. b. c., wobei a-Nummer stets die räuberfreien Flächen kennzeichnet, b-Nummer die mit Maschendrahtschutz, aber Räubereinlaß, und c-Nummer die ungeschützten. Unsere A-Flächen waren Nachfolger der a-Flächen, und A'-Flächen folgten auf A. Der Wechsel der Fläche 51A (wegen zu hoher Populationsdichte) ist auf S. 483 angegeben, versehentlich aber auf Abb. 10 nicht.

Der angeblich der Abb. 18 widersprechende Text (S. 483) sagt: Die Fraßtätigkeit der Räuber „war bis Ende April nur äußerst schwach, trat jedoch im Laufe des Mai bereits sehr deutlich in Erscheinung und nahm am Ende dieses Monats plötzlich sehr stark zu". Die hier (Abb. 1) zum Vergleich nochmals wiedergegebene Abb. 18 zeigt bei der Kontrolle Ende April auf der ungeschützten Fläche (unten) zu dieser Zeit ebenfalls keine Räubereinwirkung. Erst die nächste Kartierung, am 6. Mai, zeigt einen starken Abfall auf der freien (und einen minimalen auf der geschützten) Fläche. Dies entspricht dem Text, wonach Anfang Mai die Räubertätigkeit bereits sehr deutlich in Erscheinung trat. Die weitere Reduktion auf dieser Fläche ging dann nur langsam weiter, was *angesichts der bereits erreichten sehr geringen Populationsdichte* kein Wunder ist. Immerhin wird Ende Mai, ganz entsprechend dem Text, hier die letzte Altlaus weggefressen, sicher ein Beweis für starke Räubertätigkeit. Wir sehen also, daß der Widerspruch zwischen Text und Abbildung gar nicht besteht. Lediglich die schräge Linien-

führung zwischen erstem und zweitem Kontrollpunkt auf Fläche 48c hat PSCHORN-WALCHER & ZWÖLFER (11) vielleicht verleitet, eine kontinuierliche Reduktion der Läuse zwischen diesen Punkten anzunehmen.

Der zweite Grund für Zweifel unserer Kritiker, die Abweichung von der zeitlichen Verteilung der Räubertätigkeit in der Schweiz, entfällt damit; zudem ist er angesichts der stark unterschiedlichen klimatischen und topographischen Situation vom Odenwald und der „Schweiz" (genauere Angaben fehlen) biologisch unhaltbar.

Die von unseren Kritikern angebotene Erklärung für die starke Reduktion der Altläuse im Mai, daß sie eine Folge ungünstiger Ernährungsbedingungen sei, ist unhaltbar, da a) solches Massensterben bei Altläusen in dieser Zeit stets auf äußere Einwirkungen zurückgeht, b) der gute Zustand der Rinde durch mikroskopische Untersuchung von Rindenproben und durch die Art der Ansiedlung der folgenden Generation sichergestellt war (vgl. S. 496 unserer Arbeit), und c) die Unterscheidung von Verlusten durch Räuberfraß und durch Ernährungsschwierigkeiten bei unserer Methode eindeutig möglich ist (s. unten).

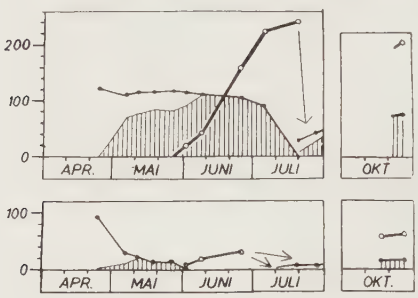


Abb. 1. Beispiel für den fast vollständigen Zusammenbruch einer Population bei schwacher Beteiligung der Rindenreaktion und starker Räuberwirkung (entspr. Abb. 18 bei KARAFIAT & FRANZ, 1956).
Oben: Räubergeschützte Fläche
Unten: Ungeschützte Fläche
●—● = Zahl der vorhandenen Sistentes II-IV
▥ = Zahl eierlegender Tiere
o—o = Zahl vorhandener Sistentes I

Besonders ausführlich beschäftigen sich PSCHORN-WALCHER & ZWÖLFER (11) mit dem bei FRANZ (3) besprochenen und illustrierten *räuberbedingten Rückgang von D. piceae außerhalb einer räuberfrei gehaltenen Fläche.* Auch hierbei wird diese Erklärung abgelehnt, da a) nach den Aufzeichnungen des European Laboratory 1952 in der Schweiz (!) und in Bayern in den entsprechenden Tagen (zwischen 7. und 14. Mai) die Räubertätigkeit gering und auf *Laricobius erichsonii* Rosenh. ad. und junge Larven sowie von *Pullus impexus* Muls. beschränkt gewesen sein soll, und b) in der genannten Zeit es stark geregnet hat, was mit Regenmessungen aus Zürich (!) und Augsburg belegt wird. Diese Regenfälle hätten von den lebenden Tannenläusen außerhalb des Käfigs die Wachswolle abgewaschen, wodurch sie auf dem am 14. Mai aufgenommenen Bild (Abb. 4 bei FRANZ [3]) unsichtbar geworden sein sollen. „Damit wurde der Eindruck des Verschwindens der ungeschützten Stammpopulation hervorgerufen. Leider fehlt ein weiteres Bild bis Ende Juni, als die Frühlingsgeneration schon normal abgestorben war." (S. 267.)

Diese Gründe gegen die Glaubwürdigkeit von Bildern und Text der erwähnten Arbeit (FRANZ [3]) lassen sich ebenfalls leicht entkräften. Zu a): wie einer von uns (FRANZ) aus eigener Erfahrung sagen kann (er war 1949 bis 1953 wissenschaftlicher Mitarbeiter des European Laboratory des C.I.B.C. und Leiter der „German Substation"), gab es 1952 keine *genaue* Erfassung der Räubertätigkeit (predation) an Tannenläusen bei diesem Institut. Gerade weil dies fehlte, und immer nur bestenfalls Räuberzahlen verfügbar waren, begann FRANZ 1951 mit Serienaufnahmen von lausbefallenen Stäm-

men und 1954 zusammen mit KARAFIAT, mit den erwähnten Ausschließungsexperimenten, die bei entsprechender Überwachung und Auswertung (s. unten) geeignet sind, Genaueres über die „predation" auszusagen. Was es damals beim C.I.B.C. gab, waren Angaben über die beobachtete Häufigkeit einiger Räuberarten. Alle diese Angaben und ausführlichen Tagebuchnotizen aus Bayern, vor allem aus der näheren Umgebung des Stammes mit der besprochenen Versuchsserie, stammen 1952 von FRANZ und weisen eindeutig eine starke Räubertätigkeit *vor dem 14. Mai 1952 nach.* Besonders aktiv

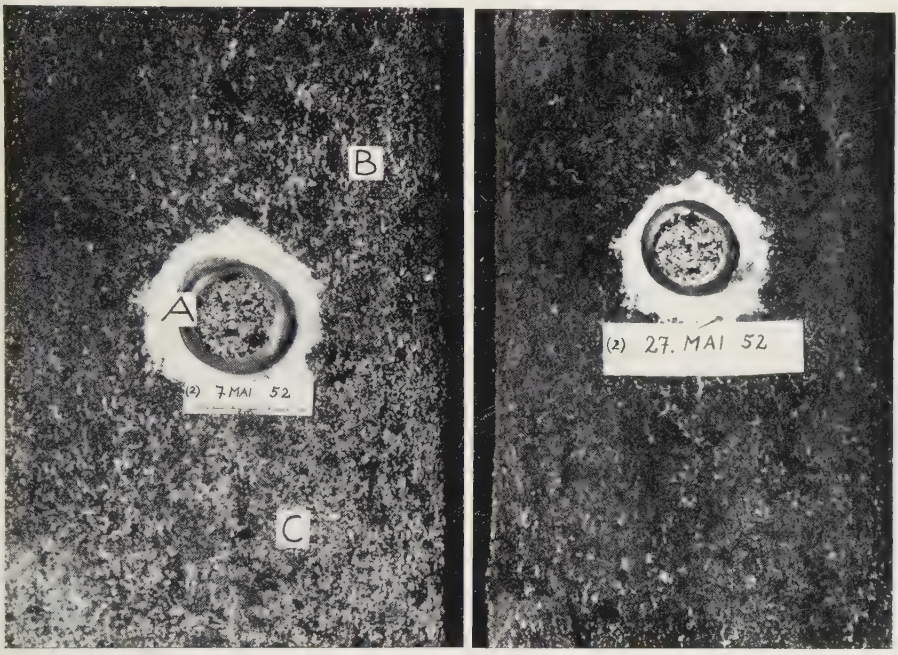


Abb. 2. Wirkung der Prädatoren am Stamm einer Weißtanne besetzt mit *Adelges piceae* (Ratz.) (vgl. Abb. 4 bei FRANZ, 1954). *Links:* A = Räubergeschützter Bereich, Wachswolle unzerstört. B = Zone, in der die meisten Läuse von Räubern vernichtet sind (zerzauste Wachswolle). Rechts von C = Von Räubern noch nicht stark befressene Zone, Wachswolle noch unzerstört. *Rechts:* Gleicher Stammbereich 20 Tage später. Von Räubern vernichtete Läuse und meiste Wachswolle vom Regen abgewaschen. Im räuberfreien Käfig geht die Eiablage weiter

waren außer *Laricobius* und *Pullus* mit z. T. fast erwachsenen Larven noch Syrphidenlarven. Auch die Sammelergebnisse dieser Wochen durch FRANZ und Mitarbeiter waren sehr gut. Woher unsere Kritiker, die damals beide noch nicht dem European Laboratory angehörten, ihre Informationen über die Häufigkeit und Tätigkeit der Tannenlausräuber 1952 in Bayern haben, ist unerfindlich. Daß das zeitliche Auftreten mancher Arten in der Schweiz anders verlief, wird nicht bestritten, hat aber mit unserer Fragestellung nichts zu tun.

Zu b): Dem Wunsch unserer Kritiker nach zusätzlichen Bildern von der Probefläche (Abb. 4 [3]) sei durch nebenstehende Aufnahme entsprochen (Abb. 2). Die rechte Hälfte wurde am 27. Mai, also zu einer Zeit gemacht, als Altläuse noch nicht „normal" (hier also: von selbst) abgestorben waren. Läuse, denen die Regenfälle die Wachswolle abgewaschen hätten, müßten

also bis dahin wieder neue produziert haben. Wie das Bild zeigt, gab es nur ganz wenig solcher überlebenden Altläuse. Weitere Aufnahmen von dieser und von anderen Probeflächen, die praktisch das gleiche zeigen wie das schon früher veröffentlichte Bild vom 22. Juni, stehen auf Wunsch zur Verfügung. Dazu kommen die schriftlichen Aussagen der erwähnten Arbeit (3). Da in der Bildunterschrift der damaligen Abb. 4 steht, daß die Wachswolle toter Läuse abgewaschen worden ist, wären die Recherchen in den Niederschlagsmeldungen von Zürich und Augsburg entbehrlich gewesen. Soviel sollte man doch auch einem kritisierten Autor zutrauen, daß er bemerkte, ob „eine Zone, die durch Räuber zerstört wurde", wirklich massenhaft Raubinsekten enthielt und ob nach den erwähnten Regenfällen noch lebende, von ihrer Wachswolle befreite oder eben (infolge des Räuberfraßes) fast keine Altläuse mehr an der Rinde saßen.

Der entscheidende Teil der Kritik ist in folgendem Abschnitt enthalten, der hier im (übersetzten) Wortlaut wiedergegeben werden soll, um ihn voll würdigen zu können: „Nach unserer Erfahrung sind Serienaufnahmen (wie durch Franz [3]) und, in geringem Ausmaß, direkte Freilandzählungen mit Hilfe eines binokularen Mikroskopes (wie durch Karafiat [4, 5]) nicht geeignet, um den Zustand von unter Wachswolle verborgenen Läusen zu bestimmen (ähnliche Einwände wurden von Clark & Brown [2] erhoben)." ([11] S. 267).

a. Photographische Methode

Hierzu sei vorweg bemerkt, daß sich Clark & Brown nicht, wie man dieser Formulierung entnehmen muß, gegen die Zuverlässigkeit der Freilandbeobachtungen mit dem Binokular ausgesprochen haben, sondern nur, auf Grund eigener Erfahrungen, gegen die photographische Methode. Weder Franz (3) noch Karafiat & Franz (6) oder Karafiat (4, 5) haben jemals behauptet, durch Serienaufnahmen den Zustand von unter Wachswolle verborgenen Läusen sicher protokollieren zu können. Gerade weil wir dies schon sehr früh bemerkt haben, entwickelten wir eine tatsächlich für jede Einzellaus genaue Methode, eben die Kartierung durch das Binokular (s. unten). Die Vor- und Nachteile beider Verfahren sind ausführlich bei Karafiat (5) diskutiert. Auf diese Arbeit weisen wir bei der Besprechung der Methode ausdrücklich hin. In keiner unserer Arbeiten sind die Photoserien als Beweise, sondern stets nur als *Mittel der Demonstration* von Tatbeständen verwendet worden, die wir entweder durch Lupenbeobachtung (3) oder durch Kartierung mit dem Binokular (6) eindeutig ermittelt hatten. Lediglich zur groben Kontrolle zusätzlicher, nicht kartierter 39 Versuchsflächen wurde vorwiegend die Photomethode verwendet, allerdings stets unter laufender Überwachung durch Lupe und Binokular. Man kann schließlich nicht verlangen, daß bei jedem Bild nochmals eigens erwähnt wird, was einleitend für die gesamte Arbeit mitgeteilt worden war: „Die Nachteile" (der photographischen Methode) „bestehen vor allem darin, daß man so nicht alle Läuse erfassen kann, da ein Teil von ihnen in Rindenrissen, unter Flechten und dergl. verborgen ist. Außerdem sind nicht alle Veränderungen an den Läusen mit Sicherheit zu erkennen" (4 [S. 135]). Die zitierte Darstellung von Pschorn-Walcher & Zwölfer ist daher irreführend. Auch ihre folgende Bemerkung, daß unsere Aussagen über das lange Weiterleben

der räubergeschützten Altläuse auf Serienphotos beruhe („based upon a set of photographs" S. 267) ist somit falsch, denn sie widerspricht unseren eigenen Angaben.

Bei der Besprechung typischer Aufnahmeserien räuberfreier und ungeschützter Läuse ([6] Abb. 15 und 16) haben wir allerdings auf S. 484 die durch das Dazukommen bzw. Fortbleiben der Prädatoren bedingte Veränderung der Wachswolle besonders hervorgehoben. Damit keine Mißverständnisse entstehen, hatten wir bewußt vorher die Kartierung der gleichen Fläche wie Abb. 15 abgebildet (Abb. 8, 9 u. 10) (ab Juli, also nach der strittigen Zeit bezüglich des Weiterlebens der Altläuse, Fl. 51 A ersetzt wegen Übervölkerung durch geringer bevölkerte Fläche daneben; vgl. S. 483).

Unsere Kritiker gehen so weit, zu behaupten, wir hätten die toten Läuse für lebende angesehen, was daraus hervorginge, daß „die meisten Läuse der Frühlingsgeneration noch Ende Oktober am gleichen Platz vorhanden waren" (S. 268). Wie man so etwas auf verkleinerten, gedruckten Abbildungen erkennen kann, bleibt uns schleierhaft. Vermutlich haben sich Pschorn-Walcher & Zwölfer zu einer solchen Aussage verleiten lassen, die weit über das hinausgeht, was wir uns aus vergrößerten Originalbildern herauszulesen getrauen, weil *am gleichen Ort* im Frühling und Herbst Läuse sitzen. Wenn man viele tausend Tannenläuse kartiert hat, weiß man, daß bestimmte Rindenorte von den aufeinander folgenden Generationen immer wieder besiedelt werden, *ohne daß es die gleichen Individuen sind,* die dort weiterleben. Oft schieben die heranwachsenden sistentes 2–3 die Leichen ihrer Mütter nach oben, wenn sie sich „ihr zu Füßen" angesiedelt hatten. Dann bleibt die alte graue Wachswolle über der neu entwickelten Laus erhalten. Daß bestimmte Rindenstellen bevorzugt, andere gemieden werden, hatten wir S. 478 diskutiert (6).

Warum Pschorn-Walcher & Zwölfer sich so sehr gegen das dauernde Vorhandensein heranwachsender bzw. erwachsener sistentes auf den räuberfreien Flächen im Sommer wenden, ist unverständlich, da entsprechende, wenn auch weniger detaillierte Beobachtungen (wohl an eingetopften Stämmchen im räuberfreien Laboratorium) auch von Merker & Eichhorn (10) bekanntgegeben worden sind.

b. Kartierungsmethode

Wie oben wörtlich zitiert, sind nach der Erfahrung unserer Kritiker auch direkte Freilandzählungen mit dem Binokular nicht geeignet, allerdings „in geringerem Ausmaß" („to a lesser extent") (S. 267). Wieso eine Methode in geringerem Maß ungeeignet sein kann, ist uns unklar; man sollte annehmen, daß sie sich entweder eignet oder nicht eignet. Davon abgesehen geben wir den Autoren zu, daß „Zählen" im Freiland allein nicht geeignet ist, um die populationsdynamischen Vorgänge bei Tannenläusen zu verstehen. Unsere Methode war jedoch auch nicht ein Zählen, sondern ein *Kartieren.* Der wesentliche Unterschied beider Verfahren besteht darin, daß beim Kartieren die Zeitkomponente mit verwertet wird, wie im folgenden erläutert.

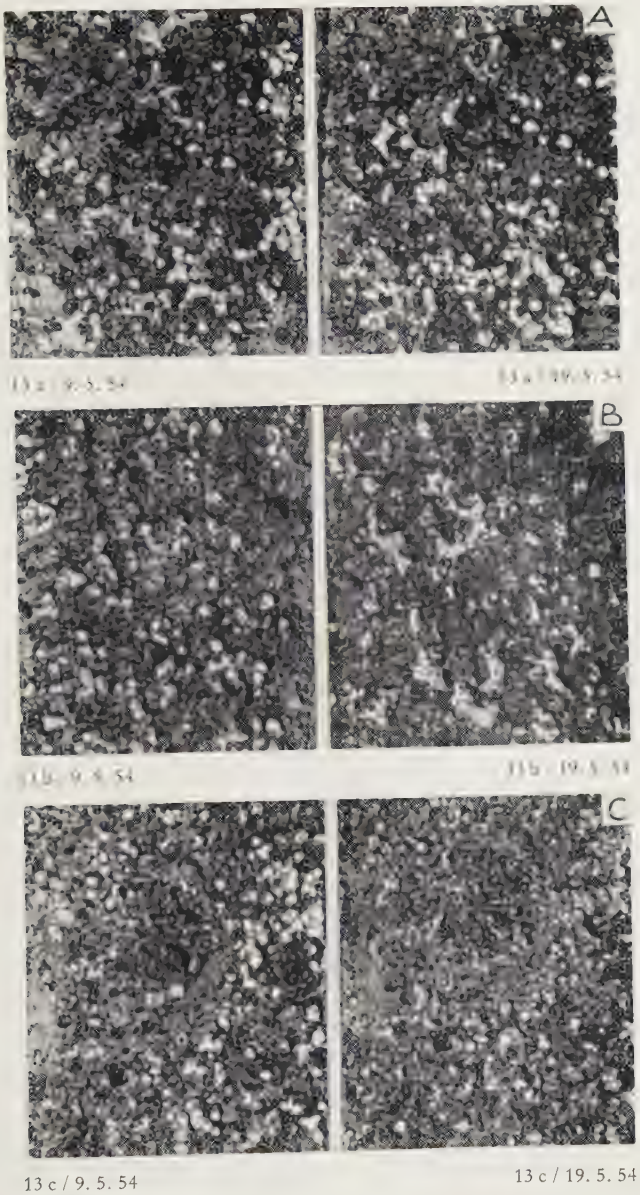
Die Kartierung beginnt im Frühling oder im Juni, wenn jede Laus eindeutig zu sehen ist. Später dient die zuvor kartierte Lage als Kontrollpunkt. Bei jeder Kartierung wird Ort, Alter und Zustand jeder Einzellaus beurteilt und protokolliert. Die Entscheidung, ob ein Tier noch lebt oder schon tot ist,

kann dann in der Regel nach vorsichtiger Berührung, unter Berücksichtigung der Haltung, der Farbe, der Turgeszens, der Honigtau-, Wachswoll- oder Eiproduktion getroffen werden. In Zweifelsfällen erhalten die betreffenden Tiere auf dem Lageplan einen Vermerk. Dann bringen die nächsten Kontrollen die Entscheidung. Jeder Verlust eines Tieres wird eingestuft nach der Todesart. Von Räubern gefressene Tiere hinterlassen in fast allen Fällen eindeutig Spuren wie z. B. rotgefärbte zerzauste Wachswolle, Chitinreste o. ä. Durch mangelhafte Ernährung oder ohne äußere Gründe verendete Läuse bleiben dagegen zumeist noch einige Zeit an der gleichen Stelle hängen. Das plötzliche Verschwinden zahlreicher Individuen beruht stets auf Räuberwirkung.

Man kann *nur dort* gründlich nach Resten verschwundener Läuse suchen, wo man durch die vorhergehenden Kartierungen weiß, daß ein Tier gesessen hat. Hierzu wird, wenn notwendig, die Wachswolle entfernt oder mit der Präpariernadel zur Seite geschoben. Alte Wachswolle toter Läuse ist etwas dunkler als die frische Wolle lebender Tiere. Dieser Unterschied fällt auf einer schwarz-weiß-Photographie nicht auf – mit ein Grund, warum wir diese Methode nicht zur Feinkontrolle heranzogen. Wenn man nicht Tag und Nacht die Raubinsekten von der Probefläche absucht, gibt es keine Möglichkeit, räuberfreie Flächen ohne einen gewissen Regenschutz (Maschendraht) anzulegen. Dadurch kommen auf die Serienaufnahmen solcher Flächen selbstverständlich auch tote Läuse mit ihrer Wolle. Ob alle Tiere tot sind, wie auf Fig. 11 bei Pschorn-Walcher & Zwölfer, oder ob die Population sich weiterentwickelt, kann man, wenn schon photographische Aufnahmen herangezogen werden, überhaupt nur auf *Serien*bildern erkennen. Die angeblich „sorgfältige vergleichende Prüfung" unserer Abb. 15 hätte unseren Kritikern trotz der schlechten Wiedergabe der Details auf dieser Serie zeigen müssen, daß während der ganzen Vegetationsperiode neue Wachswollflecken auf der räubergeschützten Fläche auftraten, daß also ständig heranwachsende Läuse vorhanden waren. Alle weiteren Einzelheiten sind dann den Kartierungen zu entnehmen. Es sei ferner daran erinnert, daß wir zur Ausschaltung des störenden Faktors „Regenschutz" die „b"-Serie von Versuchsflächen mit Regen-, aber ohne Räuberschutz kartiert und photographiert haben. Die beigegebene Abb. 3 zeigt (wieder nur als Demonstration), wie in den beräuberten Flächen mit (b) und ohne (c) Regenschutz die Räuberwirkung gleichzeitig auftritt, wenn auch die Form der Wachswolle toter Läuse je nach Einwirkung des Regens verschieden war.

Durch das geschilderte ständige Kontrollieren des „Nebeneinander" durch das „Nacheinander" sind exakte Beobachtungen auch im Freiland möglich, zumal die am Binokular montierte Lampe (vgl. Karafiat, 1957) das Ausleuchten kleinster Verstecke erlaubt. Allerdings muß eine Fläche, je nachdem wie schnell die Vorgänge sich auf ihr entwickeln, alle 2–12 Tage kartiert werden, wenn man keine wichtigen Ereignisse versäumen will, wie z. B. das Festsetzen und Heranwachsen von Jungläusen an fast den gleichen Stellen, an denen vorher andere, inzwischen weggefressene Läuse gesessen hatten. Um vom Wetter unabhängig zu sein, benutzten wir ein Dach bei Kartierungen an Regentagen. Das Durcharbeiten einer Fläche (3 × 5 cm) dauert 2–10 (meist 3–4) Stunden, je nach der Besatzdichte, der Beschaffenheit der Rindenoberfläche und der Art der Vorgänge, die dort stattgefunden haben. Man kann insgesamt etwa 15–20 Flächen gleichzeitig unter Kontrolle halten und muß wissen, wenn man im April damit anfängt, daß man bis Ende

Oktober *ununterbrochen* dabeizubleiben hat und täglich kartieren muß, wenn man wenigstens für ein Jahr die Ereignisse genau kennenlernen will. Übervolle (meist räubergeschützte) Flächen (> 50 Läuse je cm^2) lassen sich



13 c / 9. 5. 54 13 c / 19. 5. 54

Abb. 3. Gleichzeitiges Sichtbarwerden der Räuberwirkung an Tannenstammläusen mit und ohne Regenschutz (1954, Knoden). Links steht der Zustand vom 9. Mai, rechts der vom 19. Mai. A: Relativ räuber- und regengeschützte Fläche, neues Erscheinen einzelner Wachswollhaufen am 19. 5. (durch übersehene Prädatorenlarven auch einzelne Ausfälle). B: Regengeschützte Fläche mit Räubereinlaß, starke Räuberwirkung am 19. 5. C: Ungeschützte Fläche, ebenfalls starke Räuberwirkung am 19. 5. sichtbar; meiste Wachswolle toter Läuse abgewaschen

nur noch schwer kartieren und werden, wenn es die Fragestellung des Versuches erlaubt, gegen schwächer besiedelte mit gleicher Rindenqualität ausgetauscht. Dazu gehören noch weniger genaue (s. oben), aber doch als Vergleich erwünschte Serienaufnahmen auf zusätzlichen Flächen, die ebenfalls durch Beobachtungen mit dem Binokular überwacht werden, sowie eine tägliche allgemeine Kontrolle der Räuberfauna an sämtlichen Stämmen des Befallshorstes. Erst dann kann man die typischen Vorgänge von den atypischen unterscheiden. Einer von uns (KARAFIAT), der fast alle Kartierungen allein durchgeführt hat, benötigte etwa 2 Monate zur endgültigen Einarbeitung in die Methode.

Der Unterschied zwischen „Zählen" und „Kartierung" dürfte somit klar sein. Unserer Ansicht nach eignen sich Zählungen, vor allem an abgeschnittenen Rindenproben, die man nur einmal durchzählen kann, nicht zur Erfassung der Populationsdynamik von Tannenläusen oder, allgemein gesagt, sessilen Arthropoden. Im Extremfall können von einer Zählung zur anderen entweder alle Individuen oder keines durch Zuwanderer ersetzt worden sein. Da wir gerade wissen wollen, was auf der Probefläche vorgegangen ist, wieviel gestorben und wieviel wieder zugewandert und großgeworden sind, müssen die Kontrollen zeitlich dicht beieinander liegen. PSCHORN-WALCHER & ZWÖLFER (11) bringen S. 260–261 vier Populationskurven von *D. nüsslini*, die sie nach je 8 (!) nicht einmal gleichmäßig über das Jahr verteilten Zählungen an abgeschnittener Rinde konstruiert haben. Es ist nicht verwunderlich, daß diese Kurven über alle feineren Vorgänge in der Population nichts aussagen und daß die Autoren mit dieser Methode darüber nichts erfahren haben.

Da unsere Kritiker quantitative langfristige Populationsstudien also weder an unserem Versuchstier noch mit unserer Methode durchgeführt haben, ist ihr oben zitiertes Urteil über unser Verfahren unbegründet. Angesichts der zugegebenen Schwierigkeit unseres Verfahrens sind wir gern bereit, Kollegen persönlich einzuarbeiten und unser Gerät sowie unsere gesamten Aufzeichnungen dabei zur Verfügung zu stellen. Wenn dann auch von anderer Seite am gleichen Objekt mit den gleichen Methoden Erfahrungen gesammelt worden sind, dürfte die Fortsetzung dieser Diskussion lohnen.

Summary

On the correctness of information obtained from serial plotting and photographs of balsam woolly aphids[2]

In no. 3 of vol. 42 of this journal PSCHORN-WALCHER & ZWÖLFER (11) have criticized several of our papers. This severe criticism needs a detailed reply.

1. In our paper (6) it was impossible to name the Adelgid studied by us "*Dreyfusia merkeri* Eichh." because the description of this new species did not appear until 1957 (EICHHORN, 1957). In addition, the bionomics of *Adelges (Dreyfusia) piceae* (Ratz.) on the trunk of old fir trees are so similar that the separation of these still problematic forms is irrelevant for our study.

2. The numerical increase of individuals (neosistentes) on some sample

[2] Für die kritische Durchsicht dieser Zusammenfassung danken wir Herrn Dr. R. E. BALCH (Fredericton, N.B., Kanada) und seinen Mitarbeitern.

plots of our study area between autumn 1954 and autumn 1955 (fig. 14 and 9 of our paper) does not justify the conclusion that, generally speaking, "the effectivity of predators was restricted to a portion of the enormous population surplus . ." (11, [p. 266]). The sample plot 51c in question was explicitly quoted by us as an example of a continuing outbreak. Also fig. 20 of our paper shows that usually the collapse comes about after some time of increase of the population.

3. The use of the term "carrying capacity" (11, [p. 260]) for the maximum number of aphids which are able to settle on a certain area of bark as a constant figure is meaningless because the aphids change permanently the quality of the bark.

4. Criticism on fig. 18 of our paper is not justified because a) there are no contradictions between the text and the figure; the opinion of our critics that the adult aphids died away suddenly because of a decline of the bark quality is certainly wrong because we had checked the bark continuously under the microscope (comp. p. 496 of our paper), and because in early May adults never disappear suddenly except they are removed by predators; b) differences in phenology of the appearance of predators in Switzerland and in the Odenwald do not prove that our detailed plotting data were incorrect.

5. Also the criticism on observations of Franz (3, [fig. 4]) is ill founded because a) "the documentation of the collections of the European Laboratory of 1952" for Bavaria was compiled by Franz who observed and collected very numerous and active predators in the first half of May, and b) numerous photos in addition to those already published between May 7 and June 22, 1952, show that not the wax-wool of living aphids had been washed away by rain showers, but the remains of aphids previously killed by predators. Therefore, on all pictures taken after May 7 almost no trace of new wax-wool is visible outside the predaton-free zone in the cage. Another photo of this series is published here for demonstration (fig. 2). In addition, all details demonstrated on those photos had been carefully observed and published by Franz (3).

6. None of us has ever claimed to be able to determine the state of aphids hidden under wax-wool by photographs. Karafiat (4) mentions explicitly the disadvantages of this method. Therefore, we have used serial photographs only to complement and demonstrate facts ascertained by other methods. When wax-wool is visible on pictures on the same spot in spring and autumn this does not prove at all that there still were present the same individuals. Our fig. 15 as well as the graphs fig. 8 and 10 show that on predator-free plots growing and adult stages of aphids were permanently present from spring to autumn [comp. the same observations also by Merker & Eichhorn (10)].

7. In order to recognize such details correctly we had developed the serial plotting method with the 5-fold pantograph (4, 5, 6). Results of plotting were published in addition to most serial photos. There are important differences between "counting" of aphids on pieces of bark removed from the trunk and "serial plotting" of the same individuals during their life-time. Our method enables the exact differentiation of living and dead specimens as well as the decision whether or not an aphid had been killed by predators. Counting, on the other hand, gives only numbers for the population actually present and nothing about their history, development and causes of morta-

lity. This is particularly true if only eight samples are taken per year as by Pschorn-Walcher & Zwölfer (11 [p. 260–261]).

8. Our critics have neither read our papers carefully (comp. 2) nor have they carried out long-term population studies on the same species nor taken the trouble to check our method of combined serial plotting and photographing. Their criticism, based on speculations, is therefore not justified.

Literatur

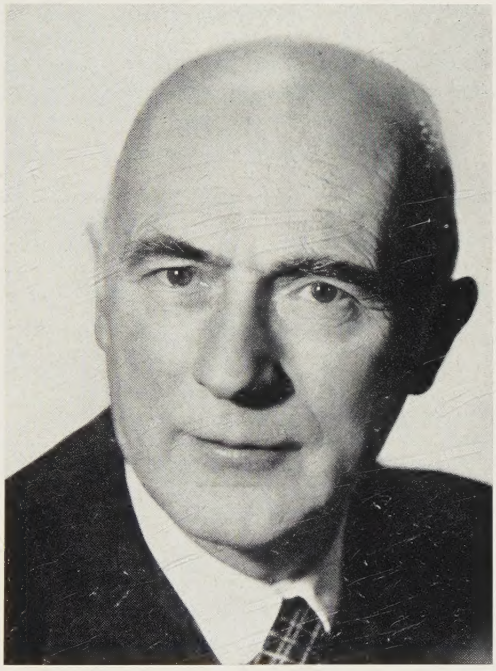
1. Balch, R. E. (1952): Studies on the balsam woolly aphid, *Adelges piceae* (Ratz.) and its effect on balsam fir, *Abies balsamea* (L.) Mill., Can. Dept. Agr. Publ. 867.
2. Clark, R. C. & Brown, N. R. (1955): Studies on *Adelges piceae* (Ratz.) and its predators. Part I, Sect. 1–7, Interim Report (unpublished) 1954–4, Forest Biology Laboratory, Fredericton, N. B., 1–54.
3. Franz, J. (1954): Zum Vorkommen und Massenwechsel der Tannenstammlaus *Adelges (Dreyfusia) piceae* (Ratz.) in Nordamerika und Europa. Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent. (1952), 117–124.
4. Karafiat, H. (1955): Neue Wege der Populationsanalyse an rindenbewohnenden Arthropoden. NachrBl. dtsch. PflSchDienst (Braunschweig) **7**: 133–136.
5. Karafiat, H. (1957): Zur Methodik der Massenwechsel-Untersuchung an sessilen Arthropoden. Z. Pfl. Krankh. **64**: 663–676.
6. Karafiat, H. & Franz, J. (1956): Studien zur Populationsdynamik der Tannenstammlaus *Adelges (Dreyfusia) piceae* (Ratz.) (Hemipt., Adelgidae). Zool. Jahrb. (System.) **84**: 467–504.
7. Kloft, W. (1955): Untersuchungen an der Rinde von Weißtannen *(Abies pectinata)* bei Befall durch *Dreyfusia (Adelges) piceae* (Ratz.). Z. angew. Ent. **37**: 340–348.
8. Kloft, W. (1957): Further investigations concerning the interrelationship between bark condition of *Abies alba* and infestation by *Adelges piceae typica* and *A. nüsslini schneideri*. Z. angew. Ent. **41**: 438–442.
9. Merker, E. (1958): Chromatographische Artbestimmung von Tannenläusen der Gattung *Dreyfusia*. Naturwiss. **45**: 118–119.
10. Merker, E. & Eichhorn, O. (1955): Zur Biologie der gefährlichen Tannenläuse und ihre Unterscheidungsmerkmale im Freien. Allg. Forst- u. Jagdztg. **126**: 95–108.
11. Pschorn-Walcher & Zwölfer, H. (1958): Preliminary investigations on the *Dreyfusia (Adelges)* populations, living on the trunk of the silver fir. Z. angew. Ent. **42**: 241–277.

PERSONALIEN

Dr. Walter Speyer †

Wenige Tage nach Vollendung seines 69. Lebensjahres verschied am 5. Juni 1958 an den Folgen eines Herzinfarktes Oberregierungsrat a. D. Dr. WALTER SPEYER, ehem. Direktor des Instituts für Getreide-, Ölfrucht- und Futterpflanzenkrankheiten der Biologischen Bundesanstalt in Kiel-Kitzeberg.

Sein Tod kam für seine zahlreichen Freunde und Fachkollegen des In- und Auslandes völlig überraschend, da SPEYER selbst für seine nähere Umgebung bis in die letzten Tage seines Lebens ein Vorbild für Tatkraft und unermüdliche Schaffensfreude war. SPEYER gehörte zu den markanten Persönlichkeiten des deutschen Pflanzenschutzes, und somit hinterläßt sein viel zu frühes Ableben eine nur schwer zu schließende Lücke. Sein universelles Wissen auf dem Gebiet der angewandten Entomologie und im besonderen der Phytopathologie sowie seine reichhaltigen Erfahrungen, die er sich in einer jahrzehntelangen Berufstätigkeit als Forscher erworben hatte, machten ihn zu einem wertvollen Ratgeber für alle seine Freunde und Kollegen, im besonderen für seine engeren Mitarbeiter.



SPEYER wurde am 18. Mai 1889 in Berlin geboren. Nach seinem Studium in Marburg promovierte er 1920 unter Geheimrat Prof. Dr. KORSCHELT und trat bereits im gleichen Jahre in die Biologische Reichsanstalt ein. Nach mehrjähriger Tätigkeit an der Zweigstelle Naumburg, wo seine Arbeiten vorwiegend dem Massenwechsel der Ölfruchtschädlinge gewidmet waren, wurde er 1925 an die Zweigstelle Stade versetzt, der er ab 1933 als Leiter vorstand und bei der er bis zum Jahre 1941 verblieb. Während dieses Lebensabschnittes widmete er sein Augenmerk hauptsächlich der Erforschung der Lebensweise und Bekämpfung der wichtigsten Obstbauschädlinge. Annähernd 200 Publikationen entstammen dieser Schaffensperiode. Sie zeigen, wie erfolgreich und vielseitig SPEYER war.

1941 erfolgte dann seine Versetzung nach Berlin. Von dort evakuierte er 1943 mit seiner Dienststelle nach Salzburg. 1944 erfolgte sein Ruf zum Nachfolger des bei der Zerstörung der Zweigstelle Kiel-Kitzeberg der Biologischen Reichsanstalt umgekommenen Institutsleiters Oberregierungsrat

Dr. KAUFMANN. Eine schwierige Aufgabe erwartete ihn hier. Das Institut war bis auf die Grundmauern zerstört, der Mitarbeiterstab z. T. während des Krieges gefallen oder aus diesem noch nicht zurückgekehrt. Mit beispielhafter Tatkraft überbrückte SPEYER alle Schwierigkeiten, die sich beim Kriegsende und in den ersten Nachkriegsjahren boten. Vor allem seiner Initiative und seiner Fähigkeit ist es zu danken, daß das Institut relativ schnell wieder aufgebaut wurde. Nebenbei fand er jedoch stets Zeit zu eigenen wissenschaftlichen Arbeiten, die in einer großen Anzahl weiterer Publikationen ihren Niederschlag fanden. So sei nur unter vielem an seine einschlägigen Beiträge zum Handbuch für Pflanzenkrankheiten gedacht.

Als SPEYER 1954 in den Ruhestand trat, konnte er auf ein Berufsleben reich an Arbeit und wissenschaftlichen Erfolgen zurückblicken. Die Erreichung der Altersgrenze war für ihn jedoch kein Anlaß, seine Forschungsarbeiten niederzulegen. In einem kleinen Laboratorium des Kitzeberger Institutes blieb er auch weiterhin tätig. Umfangreich waren noch seine Forschungsvorhaben und Pläne. Mitten aus dieser Arbeit heraus wurde er abberufen. Der deutsche Pflanzenschutz wird ihm ein ehrendes Andenken bewahren.

M. WAEDE

Im August erschien mit ihrem ersten Heft:

Forstliche Umschau

Referate über das forst- und holzwirtschaftliche Schrifttum

Herausgegeben von
K. Abetz, Freiburg · H. Gläser, Hann.-Münden · A. Horky, Wien
H. Leibundgut, Zürich · K. Mantel, Freiburg · A. Richter, Eberswalde
K. Rubner, München · J. Weck, Reinbek · E. Zieger, Tharandt

Schriftleitung:
J. Weck, Reinbek, und C. Wiebecke, Reinbek,
unter Mitwirkung von K. Abetz, Freiburg

Auf dem Gebiet der Forst- und Holzwirtschaft ist die Zahl der Veröffentlichungen des In- und Auslandes derart umfangreich geworden, daß der Einzelne, insbesondere auch der Praktiker, nicht mehr in der Lage ist, sich allein ständig auf dem laufenden zu halten und die Übersicht zu gewinnen, die für seine Arbeit unbedingt notwendig ist.

Die *„Forstliche Umschau"* soll diese Übersicht künftig ermöglichen bzw. erleichtern, indem sie in deutscher Sprache über das wesentliche Fachschrifttum der ganzen Welt, also Zeitschriften, Bücher und andere Veröffentlichungen, dem Sinn gemäß, kurz und in einer jedem wissenschaftlich vorgebildeten Forst- und Holzwirt zugänglichen Form referiert.

- Das *wesentliche deutschsprachige forstwissenschaftliche Schrifttum* soll möglichst lückenlos,
- das *deutschsprachige holzwirtschaftliche Schrifttum,* soweit es mit dem Begriff der Forstwirtschaft zusammenhängt, und
- das *nicht deutschsprachige europäische forst- und holzwirtschaftliche Schrifttum* möglichst weitgehend,
- das *einschlägige überseeische Schrifttum* in seinen wichtigsten Teilen erfaßt werden.

Die Zeitschrift ist auf dem Gebiet der Forst- und Holzwirtschaft eine Neuerscheinung:

1. Sie verzichtet bewußt auf den Abdruck von Originalartikeln, beschränkt sich andererseits aber auch nicht lediglich auf bibliographische Angaben und Inhaltsstichworte, sondern trägt durch kurzgefaßtes Referieren möglichst aller wesentlichen Veröffentlichungen dazu bei, daß das internationale forst- und holzwirtschaftliche Fachschrifttum Praxis und Wissenschaft bekannt und nutzbar gemacht wird. Sie erleichtert damit gleichzeitig die Möglichkeit des Rückgriffs auf eine Originalarbeit und die Entscheidung, inwieweit dies notwendig ist. Eine kritische Würdigung der Veröffentlichungen ist nicht ihre Aufgabe. Die Referate sind nach dem Oxford-System gegliedert, so daß ein schnelles Auffinden nach Spezialgebieten möglich ist.

2. Die Zeitschrift wird von Wissenschaftlern sämtlicher Lehr- und Forschungsstätten der Forst- und Holzwirtschaft des gesamten deutschen Sprachgebietes, also der Schweiz, Österreichs und ganz Deutschlands, herausgegeben. Als internationale Gemeinschaftsarbeit ist damit die besondere fachliche Geschlossenheit ihres Inhalts verbürgt.

Die Zeitschrift wird nicht nur für die Forstwirtschaft und Praxis in den deutschsprachigen, sondern auch in den anderen Ländern innerhalb und außerhalb Europas als wesentliche Orientierungshilfe von Bedeutung sein.

Interessenten im In- und Ausland:

Alle akademisch gebildeten Forst- und Holzwirte; staatliche und private Forstverwaltungen; Forstämter; der Holzhandel im Im- und Export; die Holzindustrie; forstliche Ausbildungsstätten, Institute, Universitäten, Versuchs- und Forschungsanstalten und deren Bibliotheken.

Erscheinungsweise:

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich. Umfang je Heft: 6 Bogen à 16 Seiten. 4 Hefte (zuzüglich umfangreichem Register) bilden einen Band. Abonnementspreis je Band: 84,– DM, zuzüglich amtlicher Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Einzelbezugspreis der Hefte außerhalb des Abonnements jeweils 25 % teurer, also 26,25 DM.

Studenten der Forstwissenschaft und Forstreferendare, die ihr Staatsexamen noch nicht abgelegt haben und noch nicht vollbezahlt angestellt sind, erhalten gegen entsprechenden Nachweis einen Nachlaß von 15 % auf den Abonnementspreis.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

FORSTWISSENSCHAFTLICHE FORSCHUNGEN

Als 10. Heft dieser Reihe erschien soeben:

HEINZ KELLER

Beiträge zur Erfassung der durch schweflige Säure hervorgerufenen Rauchschäden an Nadelhölzern

Veröffentlichung aus dem Forstbotanischen Institut der Bayerischen Forstlichen Forschungsanstalt

1958 / 64 Seiten mit 49 Abbildungen und 4 Tabellen / Kartoniert 12,– DM
Für Bezieher des Forstw. Centralbl. 9,60 DM

Das Problem der Luftverunreinigung durch Abgase erlangt mit zunehmender Industrialisierung wachsende Bedeutung. Den Waldbesitzer interessieren vor allem die schädlichen Auswirkungen auf den Wald, die sich in Form von Ertragsrückgang und Absterben vielerorts beobachten lassen und eine akute Gefahr bilden. Diese Auswirkungen und ihre Ursachen hat Dr. KELLER während seiner mehrjährigen Tätigkeit als Rauchschadensgutachter am Forstbotanischen Institut in München und als Mitarbeiter der Kommission „Reinhaltung der Luft" des Vereins Deutscher Ingenieure gründlich studiert.

In seiner Arbeit zeigt er, wie in verschiedenen Gebieten über längere Zeiträume hinweg der Gehalt der Luft an schädigenden Gasen, vor allem an schwefliger Säure, fortlaufend registriert wurde, um genauere Vorstellungen über die Höhe der unter bestimmten Verhältnissen auftretenden Konzentrationen zu gewinnen. Außerdem wurde ein Testverfahren entwickelt, mit dessen Hilfe sich der durch eine Begasung mit schwefliger Säure verursachte Leistungsabfall einer Pflanze noch vor dem Auftreten äußerlich sichtbarer Schäden oder eines meßbaren Ertragsrückgangs feststellen läßt.

Auf Grund der erzielten Untersuchungsergebnisse wie auch der dargestellten Meß- und Testverfahren wendet sich die Arbeit an alle an Rauchschadensfragen interessierten Kreise von Forschung und Praxis. Sie will dem Diagnostiker die frühzeitige Erkennung von Rauchschäden erleichtern, dem Waldbesitzer die dem Wald drohenden Gefahren vor Augen führen und dem Emittenten die Schädlichkeit der Abgase für das pflanzliche Leben beweisen und ihn damit anregen, durch geeignete Schutzmaßnahmen technischer und chemischer Art die geschilderten Auswirkungen abzumildern.

Bereits früher sind erschienen:

Heft 1. J. N. KÖSTLER: *Ansprache und Pflege von Dickungen* · 1952 / 80 Seiten mit 30 Abb., 10 Photos und 12 Tab. / Vergriffen / Neuauflage in Vorbereitung

Heft 2. P. MÖRMANN: *Die europäische Lärche in Baden* Herkunft, Entwicklung und Anbauaussichten · 1953 71 Seiten mit 19 Abb. / Kart. 8,50 DM / Für Bezieher des Forstw. Centralbl. 6,80 DM

Heft 3. J. ATTENBERGER: *Mischwald im Vorland der Alpen* · Beitrag zu Fragen des Bestockungsaufbaues und der Wuchsdynamik in Mischbeständen mit Buche, Tanne, Fichte im Bayerischen Wald · 1954 / 71 S. mit 32 Abb. / Kart. 16,- DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 12,80 DM

Heft 4. MAYER-PLOCHMANN: *Natürliches Vorkommen und künstlicher Anbau der Lärche in zwei bemerkenswerten Waldgebieten Südbayerns* · Berchtesgadener Land und Frankenjura · 1954 / 68 Seiten mit 34 Abb. / Kart. 16,- DM / Für Bez. d. F. C. 12,80 DM

Heft 5. W. KROTH: *Die betriebswirtschaftliche Auswirkung des Erbganges auf private Forstbetriebe* 1955 / 98 Seiten mit 5 Abb. / Kart. 7,25 DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 5,80 DM

Heft 6. R. PLOCHMANN: *Bestockungsaufbau und Baumartenwandel nordischer Urwälder* · Dargestellt an Beispielen aus Nordwestalberta (Kanada) · 1956 96 Seiten mit 45 Abb. / Kart. 12,50 DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 10,- DM

Heft 7. H. G. SOMMER: *Waldbau durch Zaunschutz* Fragen der biologischen Wirkungen, der technischen Durchführung und der Wirtschaftlichkeit · 1956 / 64 Seiten mit 37 Abb. / Kart. 5,75 DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 4,60 DM

Heft 8. A. CROCOLL: *Der Massenertrag von Pappelbeständen in der nordbadischen Rheinebene* · 1957 36 Seiten mit 3 Abb. und 12 Tab. / Kart. 5,- DM Für Bez. des Forstw. Centralbl. 4,- DM

Heft 9. K. KRISO: *Entstehung, Aufbau und Leistung von Eichen-Hainbuchen-Beständen in Süddeutschland* 1958 / 80 Seiten mit 4 Farbt., 25 Abb. und 8 Tab. Kart. 15,80 DM / Für Bez. des Forstw. Cbl. 12,60 DM

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN